© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Verbliebene Vielfalt vergangener Blüte. Zur Evolution, Phylogenie und Biodiversität der Neuropterida (Insecta: Endopterygota)

U. ASPÖCK & H. ASPÖCK

Abstract: **Lingering diversity of bygone blossom. On the evolution, phylogeny, and biodiversity of the Neuropterida (Insecta: Endopterygota)**. The Neuropterida – comprising the orders Raphidioptera, Megaloptera, and Neuroptera – are among the most primitive Endopterygota, the holometabolous insects. With about 6.300 described and probably 10.000 existing species they represent, in many respects, living fossils. Unusually rich and diverse fossil material, the heterogeneity of the recent representatives, low numbers of species and peculiar distribution patterns, characterised by vicariance phenomena, demonstrate that the flowering of the Neuropterida has long since past and that their Golden Age most probably ended with the end of the Mesozoic. The phylogeny of the Neuropterida has by no means been clarified, this is demonstrated by contradictory morphological and molecular phylogenetic trees. To characterise the phenomenon Neuropterida, biological, ecological, morphological, systematic, and biogeographical facets of selected examples are given and considered in a phylogenetic context. The hypothesis of a common stem species of Megaloptera + Neuroptera with an aquatic larva is of high importance for the assessment of the phylogenetic significance of families with aquatic or terrestrial larvae; in this context cryptonephry plays an important role. Also the evolution of the larval sucking tubes of the Neuroptera is derived from a common stem species of Megaloptera + Neuroptera (arguments: immersion of the cardines into the head capsule and elongation of the stipites). Attempts to homologise the numerous genital sclerites throughout the families might help to resolve problems resulting from inconsistent phylogenetic trees. The oscillograms of „silent songs“ of Chrysopidae disclose how the sexes mutually recognise each other, moreover, how to differentiate species which cannot be identified by morphological characters. Hypermetamorphosis occurring in Berothidae, Rhachiberothidae, and Mantispidae, although very different in these families, yields an additional criterion for postulating phylogenetic relationship. Mimicry and mimesis are present in an enormous variety – corresponding to the diversity of the Neuropterida – and are far from being conclusively analysed. Molecular biology has greatly influenced and enhanced research on Neuropterida and will determine further progress in future.

Key words: Neuropterida, Raphidioptera, Megaloptera, Neuroptera, systematics, biogeography, biodiversity, cryptonephry, sucking tubes, genital sclerites, glands, oscillograms, hypermetamorphosis, mimicry, mimesis.

Inhalt

Denisia **20**,
zugleich Kataloge der
oberösterreichischen
Landesmuseen
Neue Serie **66** (2007):
451-516

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

1. Neuropterida im Trend – Portrait einer Modell-Gruppe

Kaum ein Begriff in der Systematik der Insekten hat im Laufe seiner Existenz so viele Veränderungen in seinem Umfang, in seinem Inhalt, in seiner Bedeutung, in seiner sprachlichen Modellierung erfahren, wie der der Netzflügler. Den größten Umfang hatte er zu Zeiten von LINNAEUS, als der geniale Schöpfer der binären Nomenklatur und Dokumentator einer gottgewollten Hierarchie in seiner Editio decima (1758) Eintagsfliegen, Libellen, Steinfliegen, Köcherfliegen, Skorpionsfliegen und „echte" Netzflügler, somit also – horribile dictu – Endopterygota und urtümliche Ordnungen, also holometabole Insekten wie auch solche mit unvollkommener Verwandlung, wegen ihres netzartigen Flügelgeäders in der Gruppe der Netzflügler vereinte. Museumssammlungen und Literatur sind davon bis in die Gegenwart stigmatisiert. Diese Neuroptera sensu latissimo sind heute natürlich kein Thema mehr, die Neuroptera sensu lato werden Neuropterida genannt, sie umfassen die 3 Ordnungen Raphidioptera, Megaloptera und Neuroptera (die Präzisierung sensu stricto ist also nach heutigem Verständnis nicht mehr nötig). „**Steckbrief, Tabellen, Piktogramme und Torten**" (Kapitel 2) liefert mit Bildern, biologischen Daten und Fakten den geballten Einstieg (Tab. 1, 2; Abb. 1, 2). Eine ansehnliche Reihe von Monographien wurde den Neuropterida (oder größeren Teilgruppen und mit unterschiedlichen Schwerpunkten) gewidmet (SCHNEIDER 1843, 1851, BRAUER & LÖW 1857, ENDERLEIN 1906, WEELE 1908, KILLINGTON 1936, 1937, TJEDER 1959, 1961, 1966, 1967, MEINANDER 1972, ASPÖCK H. et al. 1980, 1991, LAMBKIN 1986a, b, NEW 1986, 1989, OSWALD 1993a, b, OHL 2004a …; siehe OSWALD & PENNY 1991) – Dauerbrenner, denen ephemere Änderungen und neue Erkenntnisse nur wenig anhaben können. Die insgesamt geringen Artenzahlen, die Heterogenität der rezenten Neuropterida und reiche Fossilfunde lassen darauf schließen, dass die Blütezeit dieser Gruppe längst vorbei ist. Nicht so die Erforschung dieser vergangenen Blüte, laufend werden neue fossile Schätze entdeckt. Die Paläontologie blüht mit umgekehrter Lesrichtung: „**Das goldene Zeitalter – eine Paläoidylle?**" (Kapitel 3).

Als urtümliche Endopterygota nehmen die Neuropterida mit zahlreichen primitiven Merkmalen (kauende Mundwerkzeuge der Imagines, urtümliches Flügelgeäder, bewegliche Puppen) eine Schlüsselstellung in der Analyse der Endopterygota ein, ihre systematische Klassifizierung ist allerdings durch viele einsame und isolierte Äste, die wie Boten einer reicheren Vergangenheit zu uns gekommen sind, immer noch sehr schwierig. Im „**Turnier der Stammbäume**" (Kapitel 4) wird dies evident. Dazu trägt nicht zuletzt die Molekularsystematik bei. Die Euphorie der Anfänge ist trotz gewaltiger Erkenntnisse einer Ernüchterung gewichen, dennoch „**Spröde Moleküle**" (Kapitel 5) bleiben d i e Herausforderung der nächsten Zeit. Systematik und Verbreitung der Organismen sind kausal verbunden, in „**Neuropterida weltweit – biogeographische Facetten**" (Kapitel 6) wird zu zeigen sein, dass nicht nur die reliktär und disjunkt verbreiteten Taxa als bevorzugt Analysierte Geschichte machen oder als „lebende Fossilien" hochgejubelt werden. Auch die Globetrotter können uns in Aufregung versetzen, wie am Beispiel des *Chrysoperla carnea*-Komplexes („**Stumme Gesänge und sympatrische Speziation**") exerziert wird (Kapitel 7.6). Um spektakuläre Ausstülpungen geht es in „**Die Chrysopide und ihr Luftballon**" (Kapitel 7.7).

Viele besondere Merkmale der Neuropterida sind im Kontext allgemeiner Biologie von speziellem Interesse, Neuropteren werden also laufend als Modelle für Mundwerkzeuge, Kryptonephrie, Hypermetamorphose, Wachsproduktion, … entdeckt und als „**Paradephänomene der Neuropterida**" (Kapitel 7) beispielhaft präsentiert. So ist die **larvale Saugzange** der Neuroptera (Kapitel 7.2) nicht nur ein konstruktives Bravourstück, sondern auch eine (durchaus beneidete) plakative Synapomorphie einer sonst so heterogenen Gruppe. Die Hypothese ihrer evolutiven Ableitung von einer gemeinsamen Stammart mit den Megaloptera ist von phylogenetischer Brisanz für das Schwestergruppenverhältnis der drei Ordnungen. **Hypermetamorphose** (Kapitel 7.3) ist mehr als eine morphologische Extravaganz des Mantispiden-Cladus – es geht um Parasitismus, Symbiose, Logistik mit Wirten und eine reiche Palette von Verhaltensstrategien und ein Restgeheimnis …

Kryptonephrie (Kapitel 7.1) bleibt ein kontrovers diskutiertes Phänomen bei Coleoptera, Trichoptera, Lepidoptera, und eben auch bei Neuroptera. Bei letzteren muss sie zudem für die Lesrichtung der Hypothese primär aquatischer und sekundär terrestrischer Larven herhalten …

Am Beispiel der **Raubbeine** (Kapitel 7.4) der Mantodea, Mantispidae, Rhachiberothidae und Coniopterygidae werden Phänomene der Konvergenz, Homoiologie und des viel subtileren Parallelismus abgehandelt. Ein Evergreen mit Fallgruben.

Die **Reexpression urtümlicher Sklerite** im Bereich der Genitalsegmente sorgt nicht nur für Kontroversen bei der **Homologisierung der Genitalsklerite** (Kapitel 7.5), sondern wirft grundsätzliche Fragen über die Zusammensetzung der Sternite auf.

„Mimikry und Mimese – schillernde Phänomene mit evolutivem Tiefgang und journalistischem Touch" (Kapitel 7.8) gibt es – viel zu wenig bekannt – natürlich

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

auch bei Neuropteren. Kapitel 7.9 **„Flügel, Flügel, Flügel …“** signalisiert Entschweben in Verklärung, ein ästhetisches Finale.

Frühe historische Farbtafeln von Neuropteren (Abb. 3-8) zeugen von großer Beobachtungsgabe in vorfotografischen Epochen (z. B. Rösel von ROSENHOF 1755, CURTIS 1824-1839, RAMBUR 1842, SCHNEIDER 1843, 1851, BRAUER 1851, PICTET 1865 …), waren aber wohl nur illustrer Gesellschaft zugänglich. Durch farbige Darstellungen der letzten Zeit (WACHMANN & SAURE 1997, ASPÖCK & ASPÖCK 1999) im Kontext verständlicher Wissenschaft und durch die Wahl von Neuropteren zum „Insekt des Jahres“ – 1999: die Florfliege *Chrysoperla carnea* (STEPHENS, 1836), 2003: der Bachhaft *Osmylus fulvicephalus* (SCOPOLI, 1763) – haben die Neuropteren Popularität erlangt. Ihr Einsatz im integrierten Pflanzenschutz funktioniert geschäftlich – und besser als der Gedankenaustausch – zwischen der allgemeinen und der angewandten Komponente der Neuropterologie. Der evolutive Konnex zwischen beiden ist – ob man will oder nicht – dennoch gegeben. Die Datenbanken „Bibliography of the Neuropterida“ (OSWALD 2006) und „Index to the Neuropterida Species of the World“ (OSWALD 2003) sind mittlerweile als Informationsquellen unverzichtbar. **„Die Zukunft der Neuropterologie**“ (Kapitel 8) ist vielversprechend – und segelt unter dem Akronym MMMM … – Moleküle, Renaissance der Morphologie, neue Mannschaften und Methoden.

Einer Liebeserklärung kommt das in seiner Zartheit kaum übersetzbare Epitheton „On wings of lace“ gleich, mit dem das Kapitel Neuropterida in GRIMALDI & ENGEL (2005) beginnt.

2. Steckbrief, Tabellen, Piktogramme und Torten

Die Neuropterida (Netzflügler i.w.S.) (Tab. 1, 2; Abb. 1, 2) mit insgesamt etwa 6.300 beschriebenen (und vermutlich über 10.000 existierenden) rezenten Arten umfassen die drei Ordnungen Raphidioptera (Kamelhalsfliegen) (Abb. 9, 10), Megaloptera (Großflügler, Schlammfliegen) (Abb. 11, 12) und Neuroptera (Netzflügler i.e.S.) (z. B. Abb. 25). Die meisten Neuropterida haben terrestrische Larven, die Larven der Megaloptera und innerhalb der Neuroptera jene der Nevrorthidae und Sisyridae sind aquatisch. Die Heterogenität der Imagines und auch der Larven ist verblüffend, von Flügelspannweiten von zwei (Abb. 13) bis zu 200 Millimetern (Abb. 14), vom Schmetterlings-Habitus der Ascalaphidae (Abb. 15-18) und Psychopsidae (Abb. 19) bis zum Aleurodiden-Habitus der Coniopterygidae (Abb. 13), Trichopteren-Habitus mancher Berothidae (Abb. 20), Mantodea-Habitus der Mantispidae (Abb. 23) … bietet sich ein überaus buntes Bild brauner, grüner, sandfarbener, irisierender oder gefleckter Erscheinungen, deren larvale Verkleidungen um nichts zurückstehen. Die Köpfe sind prognath (nach vorne gerichtet) und eher flach (Raphidioptera, Abb. 21, Megaloptera), oder orthognath (nach unten gerichtet) (Abb. 22), flach oder gewölbt, verkürzt oder zu langem Rostrum ausgezogen. Große Komplexaugen lassen auf räuberische Lebensweise schließen, Verlängerungen des Prothorax zeichnen nicht nur die Ordnung Raphidioptera aus, auch unter den Neuroptera sind einzelne Familien, wie z. B. die Mantispidae (Abb. 24) durch dieses, den Aktionsradius des Kopfes maximierende Merkmal charakterisiert. Die drei Beinpaare präsentieren sich zumeist als einfache, aus Coxa, Trochanter, Femur, Tibia und fünfgliedrigem Tarsus zusammengesetzte Schreitbeine, bei Raphidioptera ist das dritte, bei Megaloptera das vierte Tarsale herzförmig bzw. lappig verbreitert. Die berühmten Raubbeine – Femur und Tibia des ersten Beinpaares bilden ein bedorntes „Klappmesser“ – gibt es nicht nur bei Mantispidae, sondern auch bei Rhachiberothidae und andeutungsweise bei einzelnen Coniopterygidae (Abb. 111). In Ruhestellung liegen die Flügel dachartig über dem Körper (z. B. Abb. 25). Die beiden Flügelpaare sind annähernd gleichförmig, bei Megaloptera allerdings mit vergrößertem, faltbarem Analfeld. Flügelreduktionen oder -obliterationen sind bei Neuroptera mehrfach unabhängig passiert, mit extravaganten faden- oder bandförmigen Hinterflügeln imponieren die Nemopteridae (Abb. 26).

Die Larven aller drei Ordnungen haben prognathe Köpfe, die Mundwerkzeuge der Raphidioptera (Abb. 27, 28) und Megaloptera (Abb. 29) sind beißend-kauend, jene der Neuroptera zu komplexen Saugzangen (Abb. 36-38, 40, 41) oder Saugstiletten (Abb. 31-35) umgebildet. Die berühmten Sandtrichter, in denen die Ameisenlöwen mit gespreizten Saugzangen auf Beute lauern, werden nur von einigen Myrmeleontidenarten, so. z. B. *Euroleon nostras* (GEOFFROY in FOURCROY, 1785), gebaut (Abb. 39). Die aquatischen Larven der Megaloptera atmen mit Tracheenkiemen, ab dem zweiten Larvalstadium auch jene der Sisyridae (Abb. 32). Die Larven der Nevrorthidae (Abb. 30) sind kiemenlos und betreiben Hautatmung.

Die Puppen (Abb. 42, 43, 45) vom Typ der Pupa dectica (mit funktionstüchtigen Mandibeln) sind erstaunlich beweglich. Jene der Raphidioptera und Megaloptera leben frei in kleinen Aushöhlungen, die Puppen der Neuroptera sind in einem luxuriösen doppelwandigen Seidenkokon (Abb. 44) eingesponnen.

Die Eier (Abb. 46, 47) sind länglich bananenförmig oder globulär, glattwandig oder skulpturiert, bei man-

Tab. 1: Daten zur biologischen und ökologischen Charakterisierung der Neuropterida.

Taxon	Larven					Imagines	
	Lebensweise	karnivor/ phytophag	Mundwerkzeuge	Zahl der Larvenstadien	Entwicklungs-dauer	karnivor/ phytophag	tag-/ nachtaktiv
NEUROPTERIDA							
Raphidioptera							
Inocelliidae	unter Borke	karnivor	Kaumandibeln	10-16	3-7 Jahre	? (Pollen?)	tagaktiv
Raphidiidae	unter Borke, im Boden	karnivor	Kaumandibeln	10-16	1-3 Jahre	karnivor (gelegentlich auch Pollen)	tagaktiv
Megaloptera							
Corydalidae	Fließgewässer	karnivor	Kaumandibeln	10-12	1-5 Jahre	wahrscheinlich wenig karnivor, Nektar	tagaktiv oder nachtaktiv
Sialidae	Fließ-, stehende Gewässer	karnivor	Kaumandibeln	10	1-3 Jahre	möglicherweise Pollen und Nektar	tagaktiv
Neuroptera							
Nevrorthidae	in Bächen	karnivor	Saugzangen	3	1 Jahr?	?	tagaktiv?
Sisyridae	parasitisch an Süßwasser-Schwämmen und Bryozoen	karnivor	Saugstilette	3	1 Generation/Jahr?	meist karnivor und phytophag, Pollen, Algen	tagaktiv oder nachtaktiv
Osmylidae	unter Borke, in Förna, semiaquatisch an Fließgewässern	karnivor	Saugstilette	3	1-jährig und länger?	karnivor und/oder phytophag	tagaktiv, nachtaktiv
Coniopterygidae	an Vegetation	karnivor	Saugstilette	3	mehrere Generationen /Jahr bis 2-jährig	karnivor	tagaktiv und/ oder nachtaktiv
Dilaridae	im Boden, in Totholz	karnivor	Saugstilette	3	1 Jahr oder länger	karnivor?	tagaktiv?, nachtaktiv
Mantispidae	parasitisch in Eikokons v. Spinnen u. in Wespennestern	karnivor	teils Saugzangen, teils Saugstilette	3	1 Jahr	karnivor	tagaktiv und/ oder nachtaktiv
Berothidae	parasitisch-termitophil	karnivor	Saugstilette	3	1-jährig oder kürzer	karnivor	tagaktiv
Rhachiberothidae	parasitisch-termitophil?	karnivor	Saugstilette	3?	?	karnivor	nachtaktiv
Chrysopidae	an Vegetation	karnivor	Saugzangen	3	1 bis mehrere Generationen/Jahr	karnivor oder phytophag	tagaktiv und/ oder nachtaktiv
Hemerobiidae	an Vegetation	karnivor	Saugzangen	3	1 bis mehrere Generationen/Jahr	karnivor	tagaktiv, besonders aber nachtaktiv
Polystoechotidae	?	phytophag?	Saugzangen	?	?	?	tagaktiv, nachtaktiv
Ithonidae	im Boden	phytophag	Saugzangen	5-9	2-3 jährig?, 1-jährig?	karnivor	? Dämmerung
Rapismatidae	?	?	?	?	?	?	?
Psychopsidae	unter Borke	karnivor	Saugzangen	3	2 Jahre	karnivor	tagaktiv oder nachtaktiv
Nemopteridae	im und am Boden	karnivor	Saugzangen	3	1-3 Jahre?	(?karnivor und/oder) phytophag	tagaktiv oder nachtaktiv
Nymphidae	im Boden, an Vegetation	karnivor	Saugzangen	3	1-jährig und länger?	karnivor	tagaktiv?
Myrmeleontidae	im Boden (selten in Baummull)	karnivor	Saugzangen	3	1-3 Jahre	karnivor	tagaktiv und/oder nachtaktiv
Ascalaphidae	im Boden (selten an Felsen oder Bäumen)	karnivor	Saugzangen	3	1-mehrere Jahre	karnivor	tagaktiv oder nachtaktiv oder (besonders) dämme-rungsaktiv

bei Dilaridae: Unter experimentellen Bedingungen bis zu 12(!) Larvenstadien, ohne dass eine Entwicklung zur Imago erfolgt (MacLeod & Spiegler 1961)

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Tab. 2: Daten zur chorologischen Charakterisierung der Neuropterida.

Taxon	Europa	Asien (Paläarktis)	Asien (Orientalis)	Afrika (Paläarktis)	Afrika (Afrotropis)	Nordamerika (Nearktis)	Zentral- und Südamerika (Neotropis)	Australien	Arboreal (A)/ Eremial (E)
NEUROPTERIDA	●	●	●	●	●	●	●	●	A, E
Raphidioptera	●	●	●	●		●	(●)*		A
Inocelliidae	●	●	●	●		●	(●)*		A
Raphidiidae	●	●	●	●		●	(●)*		A
Megaloptera	●	●	●	●	●	●	●	●	A
Corydalidae		●	●		●	●	●	●	A
Sialidae	●	●	●	●	●	●	●	●	A
Neuroptera	●	●	●	●	●	●	●	●	A, E
Nevrorthidae	●	●	●	●				●	A
Sisyridae	●	●	●	●	●	●	●	●	A, E
Osmylidae	●	●	●	●?	●		●	●	A
Coniopterygidae	●	●	●	●	●	●	●	●	A, E
Dilaridae	●	●	●	●	●	●	●		A
Mantispidae	●	●	●	●	●	●	●	●	A
Berothidae	●	●	●	●	●	●	●	●	A, E
Rhachiberothidae					●				A
Chrysopidae	●	●	●	●	●	●	●	●	A, E
Hemerobiidae	●	●	●	●	●	●	●	●	A, E
Polystoechotidae						●	●		A
Ithonidae						●	●	●	A
Rapismatidae		●	●						A
Psychopsidae			●		●			●	A
Nemopteridae	●	●	●	●	●		●	●	A, E
Nymphidae			●?					●	A
Myrmeleontidae	●	●	●	●	●	●	●	●	A, E
Ascalaphidae	●	●	●	●	●	●	●	●	A, E

*nur in großen Höhen

chen Familien mit kleinen Sand-Partikeln paniert. Sie werden einzeln oder zahlreich (Abb. 53) auf das Substrat abgelegt, oder sie sind gestielt (Abb. 48-50) und werden auf einzeln stehenden oder zu „Sträußen" gebündelten erhärteten Seidenfäden (aus dem Sekret Malpighischer Gefäße) positioniert. Eistiele gibt es bei Chrysopidae, Berothidae, Mantispidae und Nymphidae. Der überraschende Nachweis eines Eistiels bei *Micromus variegatus* (FABRICIUS, 1793) (Hemerobiidae) (Abb. 52) unterstützt unsere Hypothese, dass Bildung von Eistielen zur Grundausrüstung der Neuroptera gehört und der Verlust dieser Fähigkeit in der Evolution offensichtlich mehrmals unabhängig passiert ist (Abb. 51).

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 1: Piktogramm der Neuropterida: Symbol einer reliktären Gruppe. Raphidioptera mit nur 215 Arten in 2 Familien, Megaloptera mit 330 Arten in 2 Familien und Neuroptera mit ca 5.700 Arten in 18 Familien.

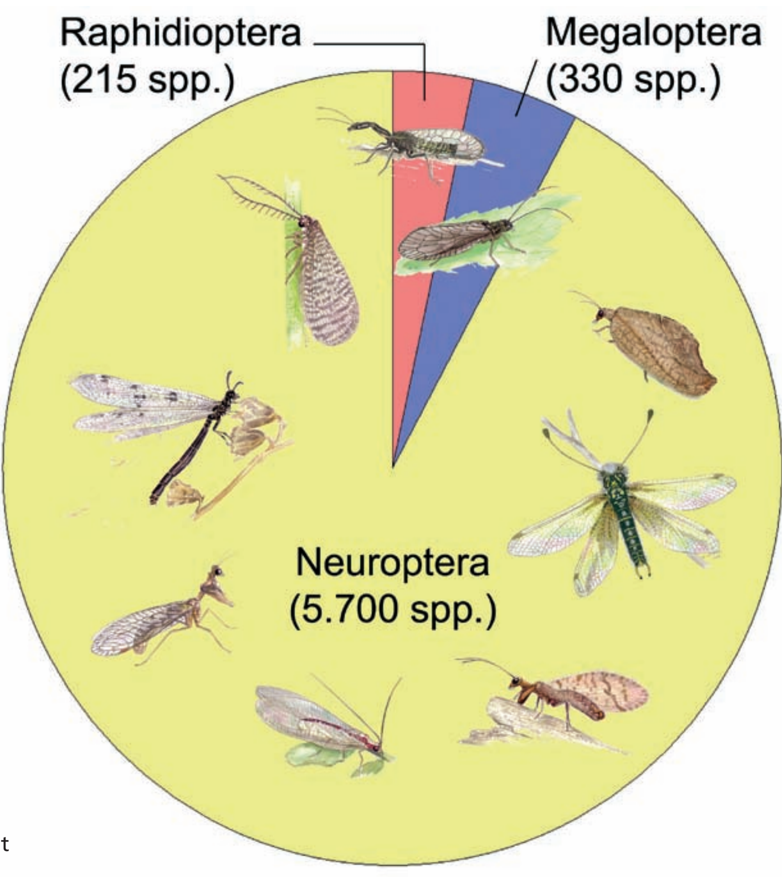
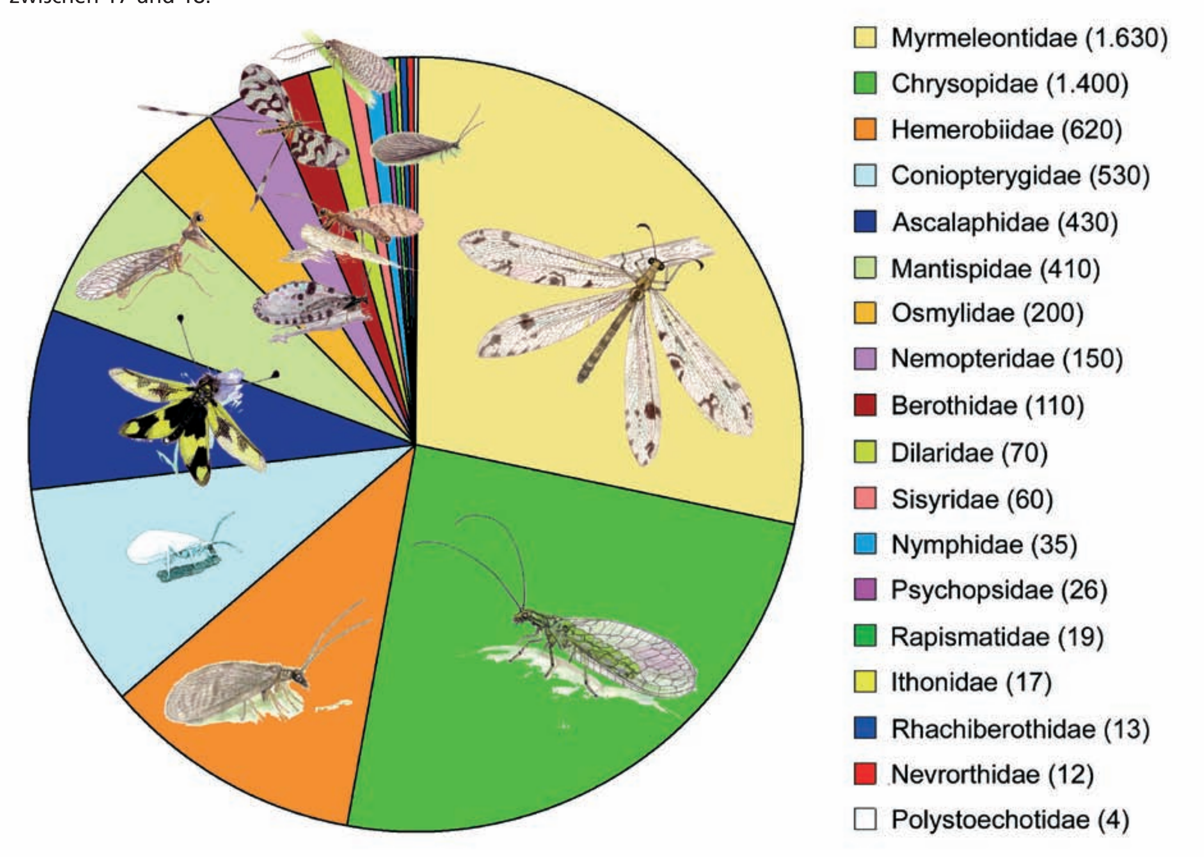


Abb. 2: Piktogramm der Neuroptera: Symbol der Diversität einer überaus heterogenen Gruppe. Familienreihung in absteigender Artenzahl. Rapismatidae werden heute zumeist als montane Ithonidae interpretiert, die Zahl der Familien schwankt daher zwischen 17 und 18.



© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

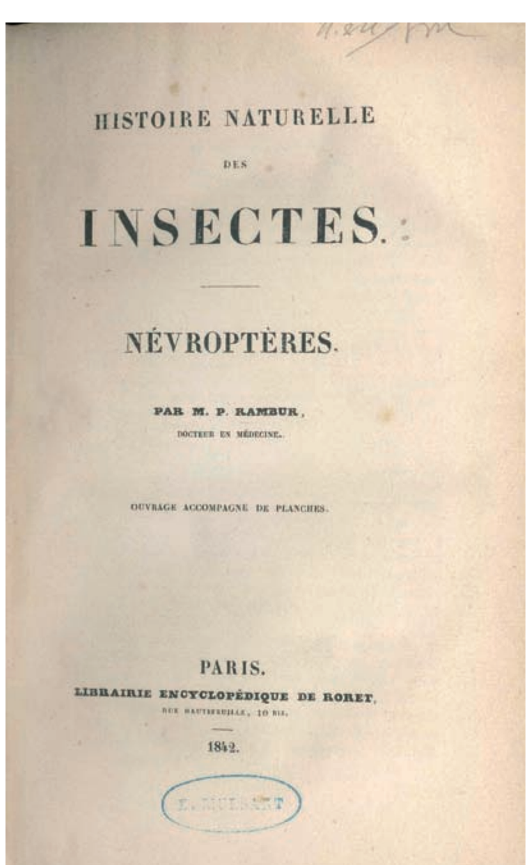


Abb. 3: Rambur (1842), Titelseite. (Bibl. H. & U. Aspöck)

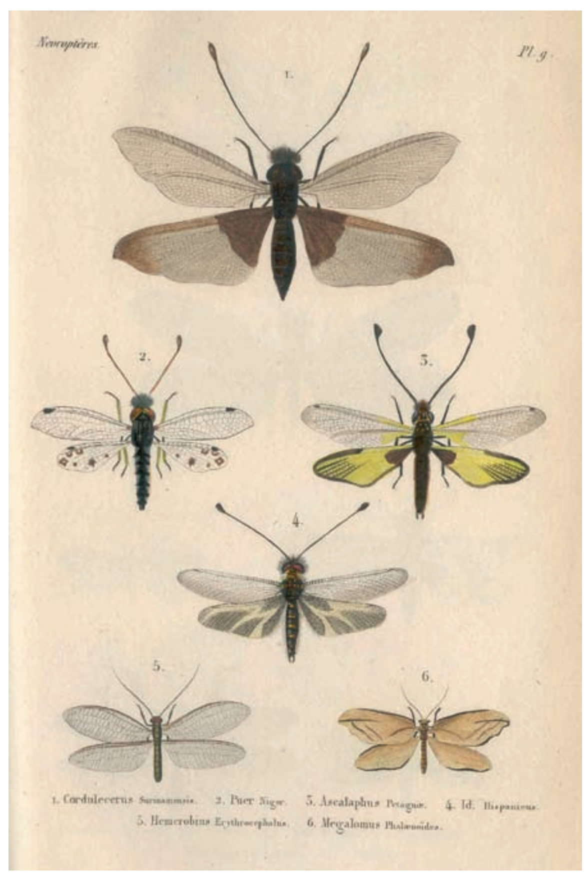


Abb. 4: Rambur (1842), Tafel 9.

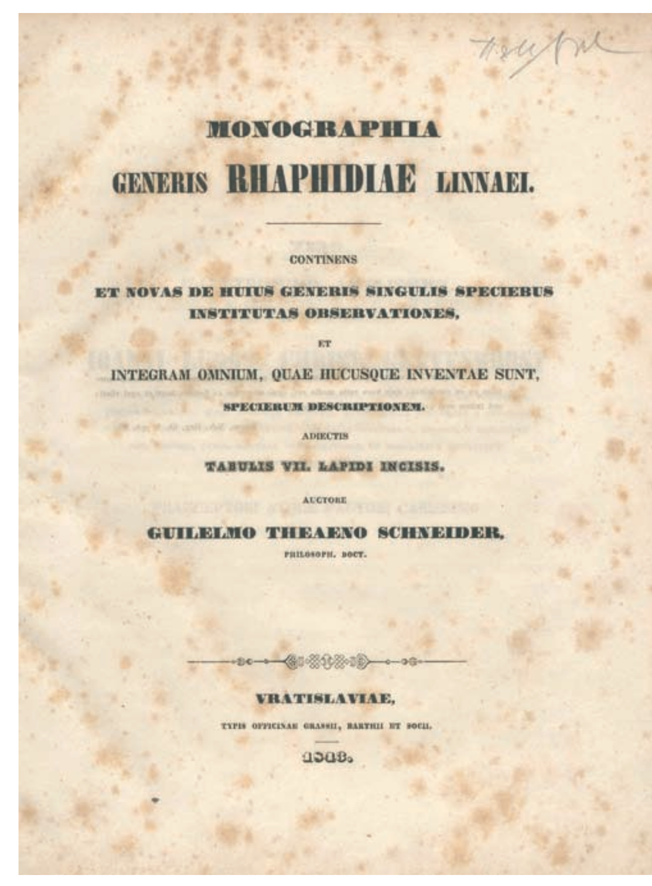


Abb. 5: Schneider (1843), Titelseite. (Bibl. H. & U. Aspöck)

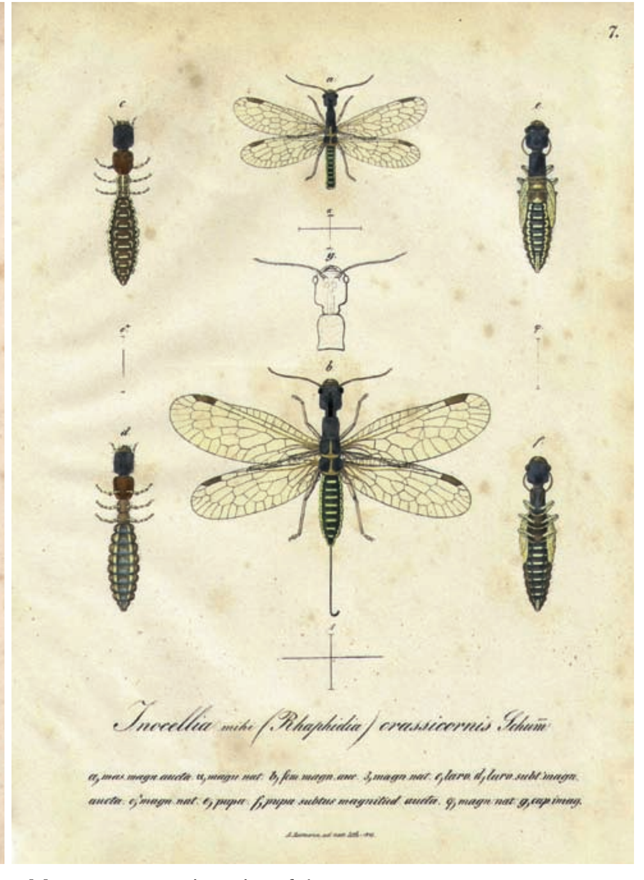


Abb. 6: Schneider (1843), Tafel 7.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

BESCHREIBUNG UND BEOBACHTUNG

DER

ÖSTERREICHISCHEN ARTEN DER GATTUNG CHRYSOPA.

VON

FRIEDRICH BRAUER.

AUS DEN NATURWISSENSCHAFTLICHEN ABHANDLUNGEN
gesammelt und durch Subscription herausgegeben von W. Haidinger.
IV. BAND. 4. ABTH. S. 1.

WIEN 1850.
Bei Wilhelm Braumüller,
Buchhändler des k. k. Hofes und der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften.

Abb. 7: BRAUER (1851), Titelseite. (Bibl. Naturhist. Mus. Wien)

Abb. 8: BRAUER (1851), Tafel 1.

Abb. 9: Raphidiidae: *Subilla principiae* PANTALEONI et al. 2004, ♂, Italien, Sardinien, Locus typicus.
Original-Aquarell Wilhelm Zelenka, Wien. VFlL: 8,5 mm

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 10: Raphidiidae: *Dichrostigma flavipes* (STEIN, 1863), Österreich. ♀ bei der Eiablage. Der lange Ovipositor ist ein Charakteristikum der Ordnung Raphidioptera. Original-Aquarell Wilhelm Zelenka, Wien. VFlL: 12 mm

Abb. 11: Sialidae: *Sialis lutaria* (LINNAEUS, 1758), Österreich. Original-Aquarell Wilhelm Zelenka, Wien. VFlL: 14 mm

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at



Abb. 12: *Corydalus texanus* Banks, 1903, USA, Arizona, Portal. Foto: Johannes Gepp. VFlL: 55 mm



Abb. 13: Coniopterygidae: Schweiz, Tessin, Cannobio. Die Staubhafte, so genannt wegen der über Körper und Flügel verteilten Wachspartikelchen, gelten als die Zwerge unter den Neuroptera. Foto: Peter Duelli. VFlL: 2,3 mm



Abb. 14: Myrmeleontidae: *Palpares immensus* McLachlan, 1867, ♂, Südafrika, Western Cape, Zederberg, Clanwilliam, Wolfdrif. Die Gattung *Palpares* stellt die größten rezenten Neuropteren, die langen Zangen am Abdomenende, Teile der männlichen Genitalsklerite, sind beachtlich. Foto: Peter Duelli. VFlL: 60 mm



Abb. 15: Ascalaphidae: *Melambrotus papio* Tjeder, 1989, ♂, Südafrika, Western Cape, Gamkaskloof. Die riesigen Augen sind ein Charakteristikum dieser bizarren Flieger. Foto: Peter Duelli. VFlL: 31 mm



Abb. 16: Ascalaphidae: *Strixomyia manselli* Tjeder, 1992, ♀, Südafrika, Gamskaskloof, Wolfdrif. Die langen, apikal keulenförmig erweiterten Antennen sind typisch für Ascalaphidae, alle Vertreter dieser Familie sind räuberisch. Foto: Peter Duelli. VFlL: 24 mm

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at



Abb. 17: Ascalaphidae: *Libelloides coccajus* (DENIS & SCHIFFERMÜLLER, 1775), ♀, Südfrankreich. Für die Spezies des Genus *Libelloides* ist der Trivialname „Schmetterlingshafte" besonders zutreffend. Foto: Michael Stelzl. VFlL: 25 mm



Abb. 19: Psychopsidae: *Cabralis gloriosus* NAVÁS, 1912, Südafrika, Northern Transvaal, Ingwe. Im schattigen Wald fliegend – wie ein Schmetterlingsmärchen. Foto: Peter Duelli. VFlL: 19 mm

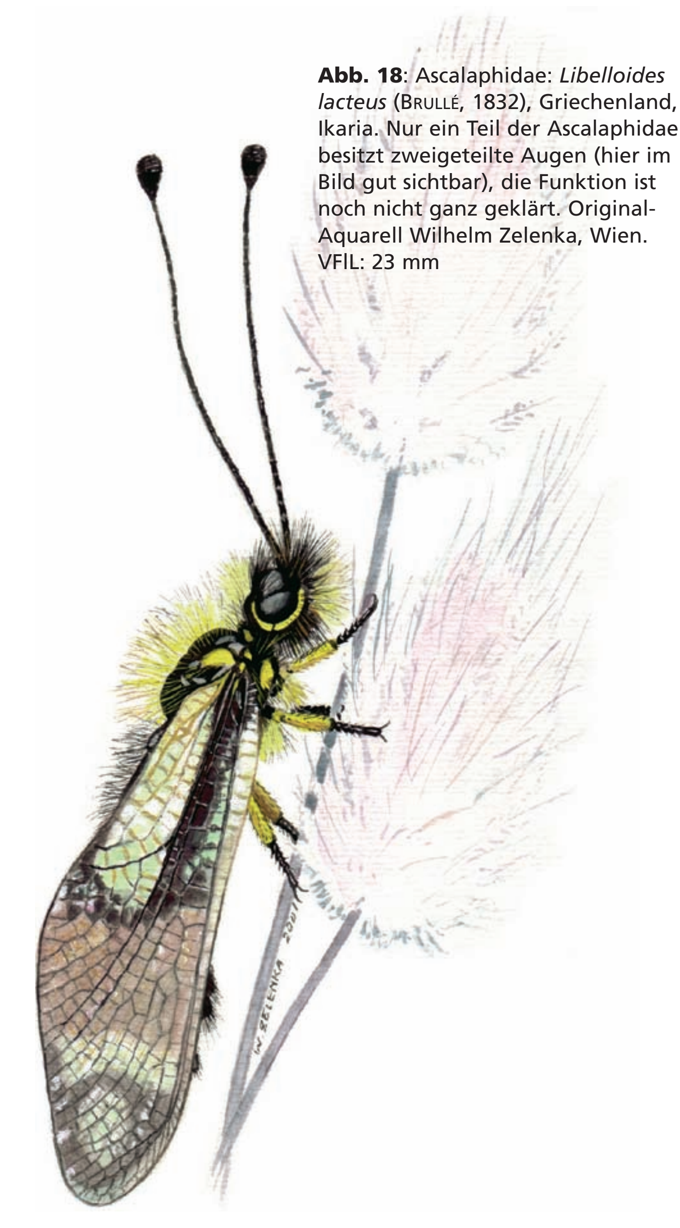


Abb. 18: Ascalaphidae: *Libelloides lacteus* (BRULLÉ, 1832), Griechenland, Ikaria. Nur ein Teil der Ascalaphidae besitzt zweigeteilte Augen (hier im Bild gut sichtbar), die Funktion ist noch nicht ganz geklärt. Original-Aquarell Wilhelm Zelenka, Wien. VFlL: 23 mm



Abb. 20: Berothidae: *Podallea vasseana* (NAVÁS, 1910), ♀, Namibia, 25 km E Otavi, Kupferbergfarm. Stark behaarte und doch zarte Geschöpfe, in der Natur unverwechselbar, in Museumssammlungen geraten sie nicht selten unter die Trichoptera. Foto: Michael Stelzl. VFlL: 8,5 mm

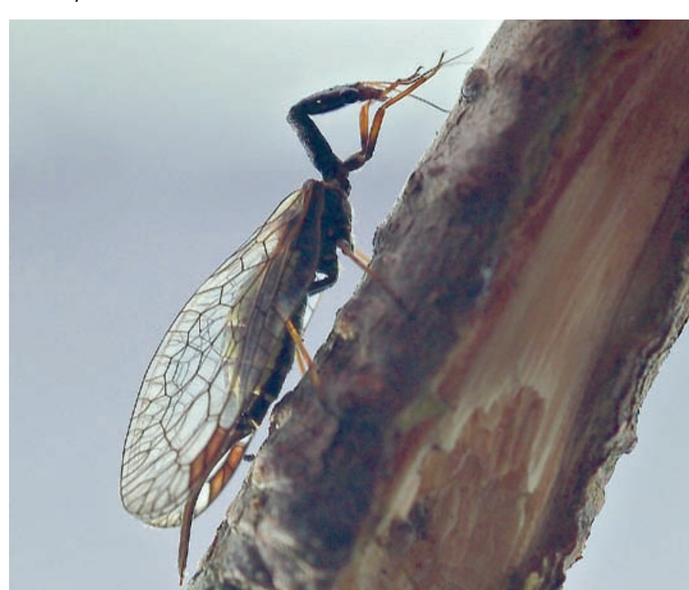


Abb. 21: Raphidiidae: *Italoraphidia solariana* (NAVÁS, 1928), Italien, Calabria, Sila Grande. ♀ beim Putzen der Antennen, die zwischen den Vorderbeinen durchgezogen werden; im Lateralaspekt besonders gut sichtbar der prognathe, flache Kopf und das lange Pronotum. Foto: Alice Schuhmacher. VFlL: 11 mm

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 22: Osmylidae: *Osmylus fulvicephalus* (Scopoli, 1763), Österreich. Deutlich erkennbar der orthognathe Kopf. Die Art wurde 2003 zum Insekt des Jahres gewählt! Original-Aquarell Wilhelm Zelenka, Wien. VFlL: 24 mm



Abb. 23: Mantispidae: *Mantispa styriaca* (Poda, 1761), Frankreich, Var, Carcès. Mit einem Beutetier (*Chrysoperla* sp.). Foto: Peter Duelli. VFlL: 19 mm



Abb. 24: Mantispidae: *Tuberonotha strenua* (Gerstaecker, 1894), Papua Neuguinea, Wau. Lauerstellung mit eingeklappten Fangbeinen. Das lange Pronotum und die großen Augen maximieren die Effizienz der Raubbeine. Foto: Peter Duelli. VFlL: 24,5 mm

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

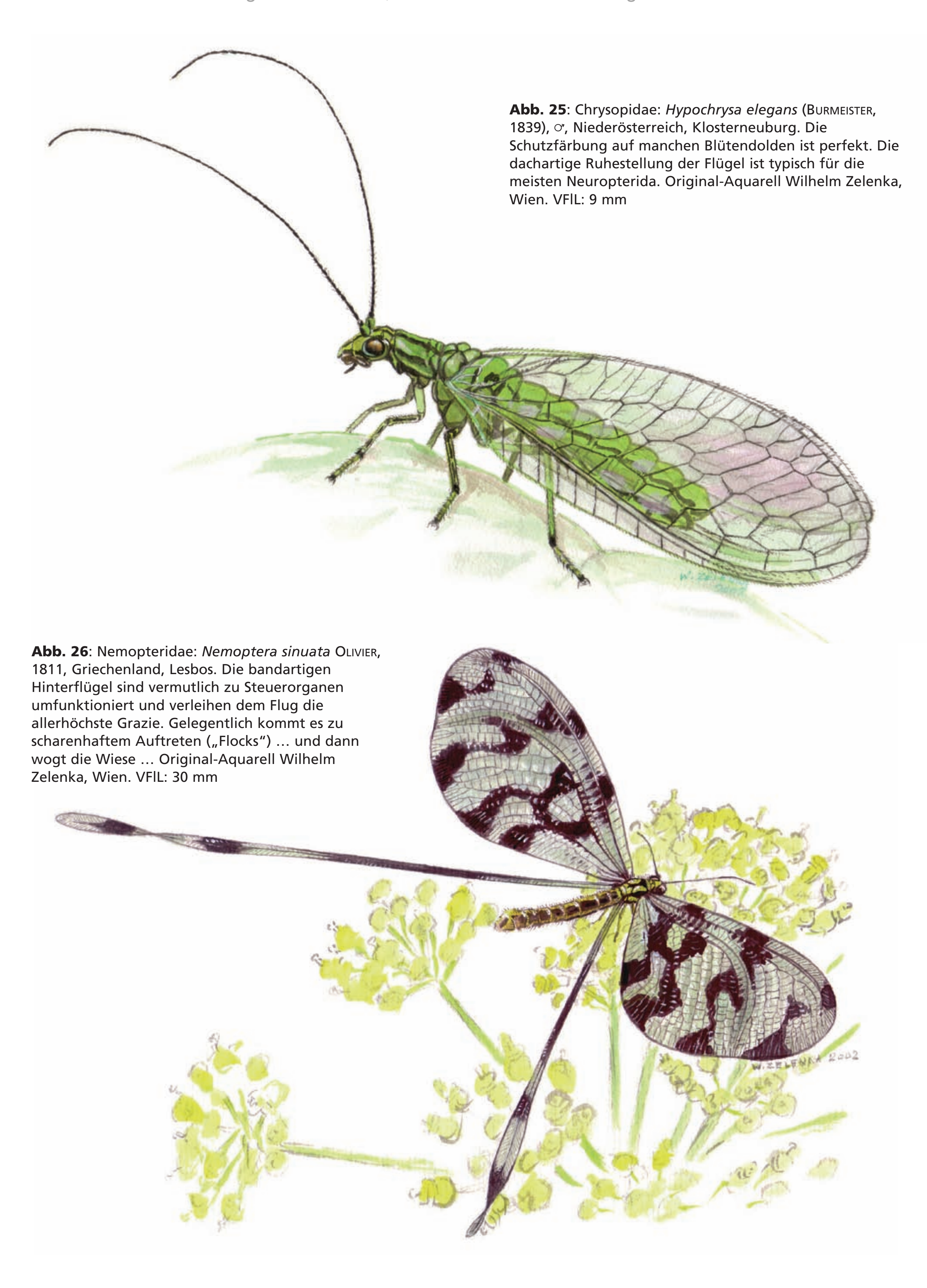


Abb. 25: Chrysopidae: *Hypochrysa elegans* (BURMEISTER, 1839), ♂, Niederösterreich, Klosterneuburg. Die Schutzfärbung auf manchen Blütendolden ist perfekt. Die dachartige Ruhestellung der Flügel ist typisch für die meisten Neuropterida. Original-Aquarell Wilhelm Zelenka, Wien. VFlL: 9 mm

Abb. 26: Nemopteridae: *Nemoptera sinuata* OLIVIER, 1811, Griechenland, Lesbos. Die bandartigen Hinterflügel sind vermutlich zu Steuerorganen umfunktioniert und verleihen dem Flug die allerhöchste Grazie. Gelegentlich kommt es zu scharenhaftem Auftreten („Flocks") … und dann wogt die Wiese … Original-Aquarell Wilhelm Zelenka, Wien. VFlL: 30 mm

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at



Abb. 27: Raphidiidae: *Fibla* (*Fibla*) *maclachlani* (ALBARDA, 1891), Larve, Italien, Sardinia. Foto: Franziska Anderle. Länge: 15 mm



Abb. 28: Raphidiidae: *Phaeostigma* (*Phaeostigma*) *galloitalica* (ASPÖCK H. & U. ASPÖCK, 1976), Larve, Italien, Abruzzo, Passo Diabolo. Foto: Franziska Anderle. Länge: 12 mm



Abb. 29: Sialidae: *Sialis lutaria* (LINNAEUS, 1758), Larve, Niederösterreich, Bezirk Scheibbs, Leckermoos. Die Larven der Megaloptera sind aquatisch und atmen durch Tracheenkiemen (modifizierte Extremitäten). Foto: Franziska Anderle. Länge: 15 mm



Abb. 30: Nevrorthidae: *Nevrorthus fallax* (RAMBUR, 1842), Larve, Sardinia. Die Larven der drei disjunkt verbreiteten Genera der Nevrorthidae sind einander äußerst ähnlich. Die langen Saugzangen, eine kompakte flache Kopfkapsel mit großer Gula (ventrale Verschlussplatte) und ein raffiniertes Rollgelenk mit dem verlängerten Pronotum ergeben ein wirkungsvolles Räuberinstrumentarium. Die Larven haben keine Tracheenkiemen, ihre Sauerstoffversorgung erfolgt durch Hautatmung. Foto: Peter Duelli. Länge: 12 mm



Abb. 31: Sisyridae: *Sisyra nigra* (RETZIUS, 1783), Österreich. 1. Larvenstadium, etwa 2 Tage alt, auf Süßwasserschwamm (Lebendaufnahme!). Foto: Werner Weißmair. Länge: 1 mm



Abb. 32: Sisyridae: *Sisyra nigra* (RETZIUS, 1783), Österreich. 2. Larvenstadium, etwa 3 Tage alt. Die abdominalen Tracheenkiemen sind gut erkennbar. Foto: Werner Weißmair. Länge: 2 mm



Abb. 33: Osmylidae: *Osmylus fulvicephalus* (SCOPOLI, 1763), Larve, Niederösterreich, Umgebung Scheibbs. Die Larve des Bachhafts lebt im feuchten Moos und gilt als semiaquatisch; in Australien, einem Evolutionszentrum der Osmylidae, überwiegen Arten mit terrestrischen Larven. Foto: Franziska Anderle. Länge: 16 mm

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at



Abb. 34: Coniopterygidae: *Coniopteryx* sp., Larve, Österreich, Steiermark. Die spitzen Saugstilette der Coniopterygidae sind hervorragend zum Anstechen sessiler Beute, z. B. von Insekteneiern, geeignet. Foto: Michael Stelzl. Länge: 2,5 mm



Abb. 37: Hemerobiidae: *Micromus angulatus* (STEPHENS, 1836), Larve, Österreich, Steiermark. Foto: Michael Stelzl. Länge: 7 mm

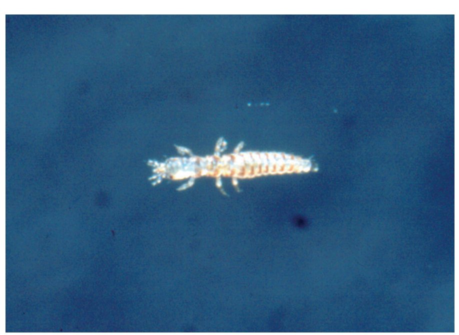


Abb. 35: Mantispidae: *Mantispa scabricollis* MCLACHLAN in FEDTSCHENKO, 1875, Larve L1, Griechenland, Lesbos. Die Erstlarve der Mantispidae ist „unauffällig", also eine typische Neuropterenlarve mit funktionstüchtigen Beinen und Mundwerkzeugen, rennt und frisst, die berühmte Hypermetamorphose setzt erst mit dem 2. Larvalstadium ein. Foto: Michael Stelzl. Länge: 1,2 mm



Abb. 38: Nemopteridae, Crocinae: *Tjederia namaquensis* (MANSELL, 1977), Larve, Südafrika, Western Cape, Zederberg. Die Tarnung im Sand ist perfekt, das verlängerte Pronotum und der bewegliche „dreieckige" Kopf erhöhen die Effizienz der Saugzangen gewaltig! Foto: Peter Duelli. Länge: 5 mm



Abb. 36: Chrysopidae: *Brinckochrysa stenoptera* (NAVÁS, 1910), Larve L1, Südafrika, Western Cape, Zederberg, Clanwilliam, Wolfdrif. Foto: Peter Duelli. Länge: 2,5 mm



Abb. 39: Myrmeleontidae: *Euroleon nostras* (GEOFFROY in FOURCROY, 1785), Deutschland, Schwäbische Alb, Boll. Larventrichter, in denen die Ameisenlöwen auf Beute lauern. Die meisten Arten sind allerdings keine Trichterbauer. Foto: Heiko Bellmann.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 40: Myrmeleontidae: *Synclisis baetica* (RAMBUR, 1842), Larve, Italien, Sardinien. Portrait eines Ameisenlöwen. Original-Aquarell Wilhelm Zelenka, Wien. Länge: 20 mm

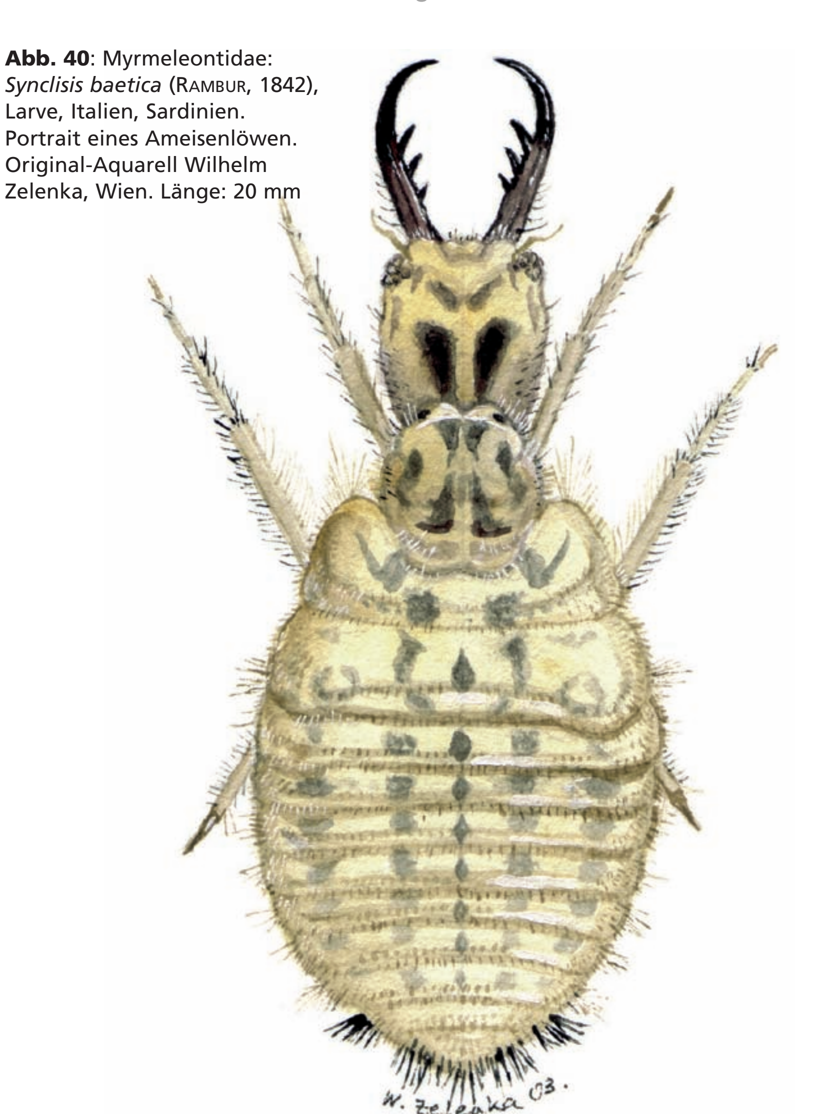




Abb. 41: Ascalaphidae: *Ascalaphus festivus* (RAMBUR, 1842), Aggregation von Larven, Senegal. Die mit drohenden Saugzangen bewaffnete Kolonie bietet Schutz, Kannibalismus ist von der Evolution „eingeplant". Foto: Michael Stelzl. Länge: 6 mm



Abb. 42: Coniopterygidae: *Coniopteryx* sp., Puppe, Österreich, Steiermark. Das letzte ungeschminkte Stadium – ist man spontan geneigt zu sagen, denn die adulten Tiere sind mit Wachspartikelchen weiß gepudert. Foto: Michael Stelzl. Länge: 2,5 mm



Abb. 43: Hemerobiidae: *Hemerobius micans* OLIVIER, 1792, Puppe, Österreich, Steiermark. Foto: Michael Stelzl. Länge: 4 mm



Abb. 44: Hemerobiidae: *Hemerobius micans* OLIVIER, 1792, Puppe im doppelwandigen Seidenkokon, Österreich, Steiermark. Die Kokonseide wird in den Malpighischen Gefäßen produziert. Foto: Michael Stelzl. Länge: 4 mm



Abb. 45: Nemopteridae: *Pterocroce capillaris* (KLUG, 1836), Puppe, Zypern. Die eingerollten fadenförmigen Hinterflügel – eine gelungene platztechnische Lösung! Foto: Michael Stelzl. Länge: 6 mm

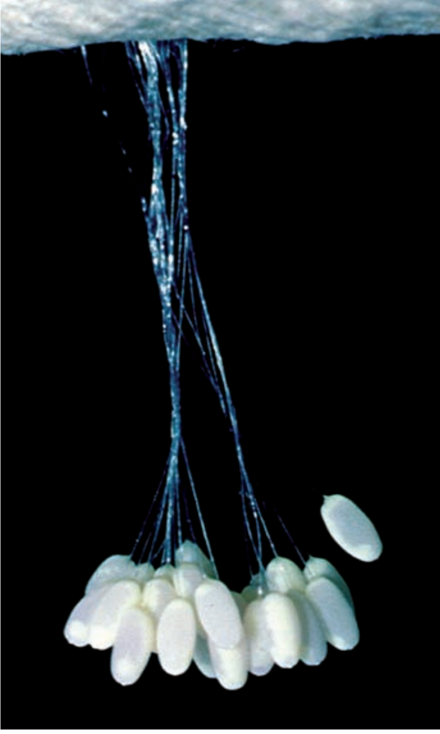
© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at



Abb. 46: Sisyridae: *Sisyra nigra* (Retzius, 1783), Österreich. Eigelege (3 Einzeleier) auf Zweig, mit Gespinst bedeckt. Foto: Werner Weißmair.

Abb. 47: Mantispidae: *Mantispa styriaca* (Poda, 1761), Eigelege, Frankreich. Die Eistiele der Mantispidae sind sehr kurz. Foto: Peter Duelli.

Abb. 48: Chrysopidae: *Dichochrysa picteti* (McLachlan, 1880), gestielte Eier, Frankreich, Var, Carcès. Über die Bedeutung der Eisträuße wurde viel gerätselt, offensichtlich ist eine Schutzfunktion damit verbunden. Foto: Peter Duelli.



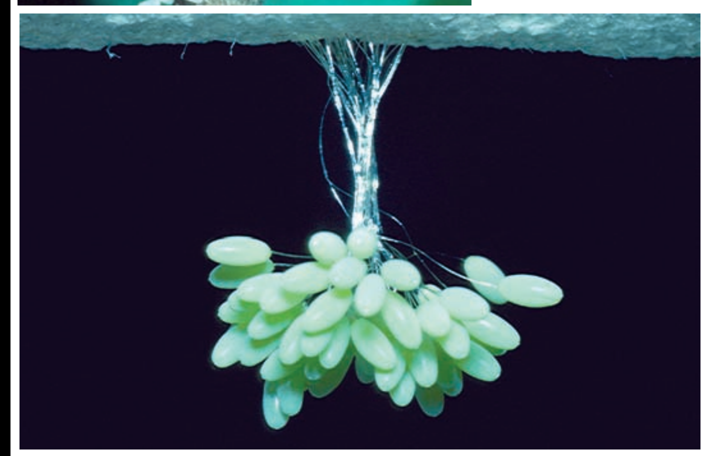


Abb. 49: Chrysopidae: *Nineta flava* (Scopoli, 1763), gestielte, straußartig gebündelte Eier, Schweiz, Zürich. Das Sekret der Eistiele wird in den Malpighischen Gefäßen produziert und von besonderen Spinndrüsen zu einem schnell erhärtenden Faden gesponnen. Foto: Peter Duelli.



Abb. 50: Chrysopidae: *Chrysoperla mediterranea* (Hölzel, 1972), gestieltes Ei auf Nadelspitze von *Pinus sylvestris*, Schweiz, Wallis, Pfynwald. Ästhetik pur! Foto: Peter Duelli.



Abb. 51: Chrysopidae: *Anomalochrysa frater* Perkins, 1899, USA, Hawaii. Abnormal ungestielte Eier auf Koablatt. Foto: Ken Hagen, Fotoarchiv Peter Duelli.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

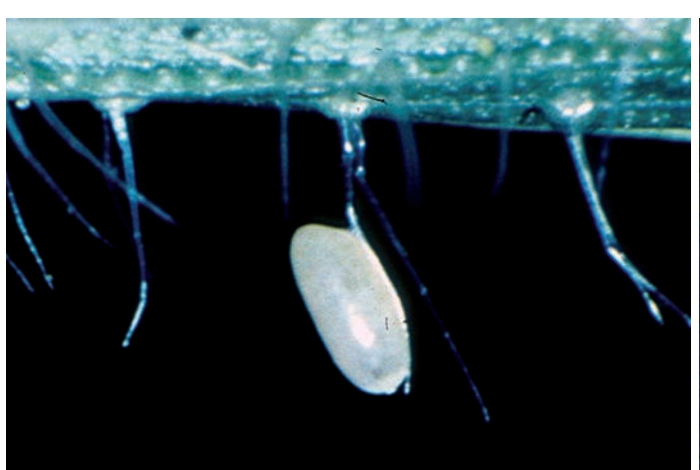


Abb. 52: Hemerobiidae: *Micromus variegatus* (Fabricius, 1793), gestieltes Ei auf *Zea mais*, Schweiz, Aargau, Roche-Areal bei Stein-Sisseln. Hemerobiidae haben ungestielte Eier. Diese abnorme Stielbildung kann als Unterstützung der Hypothese interpretiert werden, dass Hemerobiideneier sekundär ungestielt sind. Foto: Peter Duelli.



Abb. 53: Ascalaphidae: *Ascalaphus festivus* (Rambur, 1842), Senegal. ♀ bei der Eiablage. Foto: Michael Stelzl.

3. Das goldene Zeitalter – eine Paläoidylle?

Im Perm gab es sie alle schon … ist zum geflügelten Wort geworden – fossil nachgewiesen ist allerdings nur die Ordnung Neuroptera mit den Permoberothidae und Permithonidae. Dass es auch die Schwestergruppen Megaloptera und Raphidioptera gegeben haben muss, ist legitime, folgerichtige Hypothese. „Die einzige reliktäre Linie der Holometabola bilden – neben den Mecopteroidea – die drei Ordnungen der Neuropterida …" heißt es jüngst in Grimaldi & Engel (2005), wo auch die Literaturzitate zu vielen der im folgenden erwähnten Taxa zu finden sind.

Die Fossilgeschichte der Raphidiopteren wurde erstmals in Aspöck H. et al. (1991) auf der Basis einer kommentierten Liste aller beschriebenen Arten zusammengefasst. Ein rezentes Update ist in Engel (2002a) zu finden. Die ältesten sicher als Raphidioptera zu identifizierenden Fossilien gibt es erst seit dem frühen Jura, alle älteren, teilweise mit dem Suffix Raphidiidae (Permoraphidiidae, Sojanoraphidiidae) geschmückten Fossilien erwiesen sich als zu anderen Ordnungen gehörig. Allerdings – wie eingangs erwähnt – lassen Nachweise der Neuroptera aus dem Perm auf einen ebenfalls permischen Ursprung der Raphidioptera schließen, was ja auch der bedeutende amerikanische Paläoentomologe Carpenter (1992) in seinem letzten zusammenfassenden Werk und auch früher schon längst eingefordert hat. Eine wahre und auch fossil gut belegte globale Blüte erfuhren die Kamelhalsfliegen jedenfalls im Mesozoikum. Die Priscaenigmatidae wurden als die urtümlicheren Priscaenigmatomorpha (siehe jedoch unten) allen übrigen fossilen Raphidiopteren, den Raphidiomorpha (das sind die Baissopteridae, die Alloraphidiidae und die Mesoraphidiidae sowie die rezenten Familien Raphidiidae und Inocelliidae) gegenübergestellt (Grimaldi & Engel 2005). Ob diese Familien tatsächlich monophyletische Gruppen sind, wird durchaus noch diskutiert. Die Funde entstammen dem späten Jura und der frühen Kreide Europas, Asiens, Nord- und Südamerikas (Martynov 1925, Oswald 1990, Ren 1997, Engel 2002a, Whalley 1985, Willmann 1994) (Abb. 54, 55). Bemerkenswerterweise gab es im Mesozoikum – im Unterschied zu heute – Kamelhalsfliegen in feuchttropischem Ambiente! Es muss aber auch schon damals kälteadaptierte Arten auf der Nordhemisphäre gegeben haben, die schließlich das Überleben der Ordnung nach der Endkreide-Katastrophe ermöglichten. Dieses berühmt-berüchtigte K/T-Event ist mehrfach dokumentiert. Die heutige, auf die Nordhemisphäre beschränkte Verbreitung der Kamelhalsfliegen findet darin jedenfalls ihre plausibelste Hypothese (Literatur in Aspöck H. 1998, 2000, siehe auch Kapitel 6). Dass Raphidiopteren zu Recht als lebende Fossilien bezeichnet werden, demonstrieren zwei Bilder (Abb. 60), die verblüffender nicht sein könnten. Und so erscheinen uns daher auch die bisher bekannt gewordenen Bernstein-Raphidiopteren – je nach dem Blickwinkel – als ganz modern oder eben uralt. Zwei Nachweise stammen aus Kreide-Bernsteinen: *Nanoraphidia electroburmica* Engel, 2002 von Myanmar (Engel 2002a) und *Mesoraphidia luzzii* Grimaldi, 2000 von New Jersey (Grimaldi 2000). Neben tertiären Abdrücken aus Florissant, Colorado, aus dem Über-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at



Abb. 54: Fossile Raphidiopteren-Spezies aus der Unteren Kreide (Santana Formation), Brasilien, Ceará, Plattenkalkbrüche von Noca Olinda, nahe Juazeiro. VFlL: 11 mm. Coll. H. & U. Aspöck



Abb. 55: Fossile Raphidiopteren-Spezies aus der Unteren Kreide, Brasilien, Araripe, ca. 110 Mio. Jahre. VFlL: 14 mm. Coll. H. & U. Aspöck

gangsbereich Eozän-Oligozän (ENGEL 2002a, 2003), aus Frankreich, aus dem Miozän (NEL 1993) und von British Columbia, aus dem Oligozän (HANDLIRSCH 1910) gibt es mehrere Nachweise aus dem Baltischen Bernstein (CARPENTER 1956, ENGEL 1995, WEITSCHAT & WICHARD 2002). Zwei Funde aus dem Baltischen Bernstein verdienen besondere Erwähnung, da erstmals auch die männlichen Genitalsegmente, die ja gewichtige systematische Kriterien stellen, gut erhalten sind: *Succinoraphidia exhibens* ASPÖCK U. & H. ASPÖCK, 2004, eine Art der Raphidiidae (Abb. 56, 57), und *Succinofibla aperta* ASPÖCK U. & H. ASPÖCK, 2004 (Abb. 58, 59), eine Inocelliidae-Spezies (ASPÖCK U. & H. ASPÖCK 2004). *Succinoraphidia exhibens* repräsentiert die neu begründete Unterfamilie Succinoraphidiinae, die den Raphidiinae (das sind alle übrigen Mitglieder der Familie Raphidiidae) als Schwestergruppe gegenübersteht. Eine weitere Konsequenz dieser Untersuchung ist auch der Ausschluss der Familie Priscaenigmatidae (siehe oben) aus den Raphidioptera.

Seltsam genug, gerade die wuchtigsten unter den Netzflüglern, die Megaloptera sind fossile Rarissima. Zwar gibt es spärliche Nachweise aus dem Perm Russlands (Parasialidae) und auch Corydaliden-ähnliche Larven aus dem Perm (PONOMARENKO 1977, 2000). Parasialidae werden heute als Stammgruppe der Ordnung interpretiert (ANSORGE 2001), die wenigen übrigen beschriebenen Fossilfunde, so auch die triassischen Euchauliodidae aus Südafrika, werden anderen Insektenordnungen zugeordnet. Die einzigen sicheren Nachweise von adulten Corydalidae gibt es aus dem Baltischen Bernstein (WEITSCHAT & WICHARD 2002). Auch die Familie Sialidae wird erst im Bernstein häufiger nachgewiesen: im Baltischen Bernstein (WICHARD 1997) und in eozänem französischem Bernstein (NEL et al. 2002a). Die Literatur über Abdrücke von Sialiden jüngeren Datums (von Australien, der Türkei, Frankreich, Deutschland, einschließlich subfossiler Nachweise) ist in GRIMALDI & ENGEL (2005) zusammengefasst. Eine jüngst aus dem Baltischen Bernstein beschriebene Sialide, *Sialis* (*Protosialis*) *voigti* (WICHARD & ENGEL 2006), erhöht die Zahl der Bernstein-Megalopteren auf sieben!

Die Neuroptera, rezent die heterogenste und größte Gruppe der Neuropterida, sind nach allem, was fossile Lagerstätten ahnen lassen, in geologischer Vergangenheit von noch viel größerer Diversität gewesen. Der älteste Nachweis, die Permithonidae, aus dem späten Perm Eurasiens, dürften Stammgruppen-Vertreter gewesen sein, sie werden auch als Protoneuroptera bezeichnet.

Die Nevrorthidae, Schwestergruppe aller übrigen Familien der Ordnung Neuroptera, sind fossil nur spärlich dokumentiert. Erste Nachweise (imaginal und larval) aus dem Baltischen Bernstein, *Rophalis relicta* (HAGEN in BERENDT, 1856), waren zunächst unter den Sisyridae versteckt, ehe sie richtig zugeordnet wurden (NEL & JARZEMBOWSKI 1997, WEITSCHAT & WICHARD 2002). Anlässlich der Beschreibung von Ascalaphidae, Nymphidae und Psychopsidae aus dem Baltischen Bernstein erwähnt MACLEOD (1970), unter diesem Material auch 24 (!) Nevrorthidae entdeckt zu haben. Sie wurden nie beschrieben, die Nachricht von ihrem Vorkommen weitab von der heutigen Verbreitung der Nevrorthidae ist allerdings sensationell genug. Eine Larve aus der Mittleren Kreide von Myanmar, die mit Vorsicht als Nevrorthidae interpretiert wird (GRIMALDI & ENGEL 2005), ist biogeographisch von noch größerer Brisanz (siehe Kapitel 6) für die heute extrem disjunkt verbreitete Familie.

Der älteste Nachweis einer Sisyride – aus der frühen Kreide Brasiliens: Santana-Formation (MARTINS-NETO 1997) – ist nach GRIMALDI & ENGEL (2005) als incertae

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

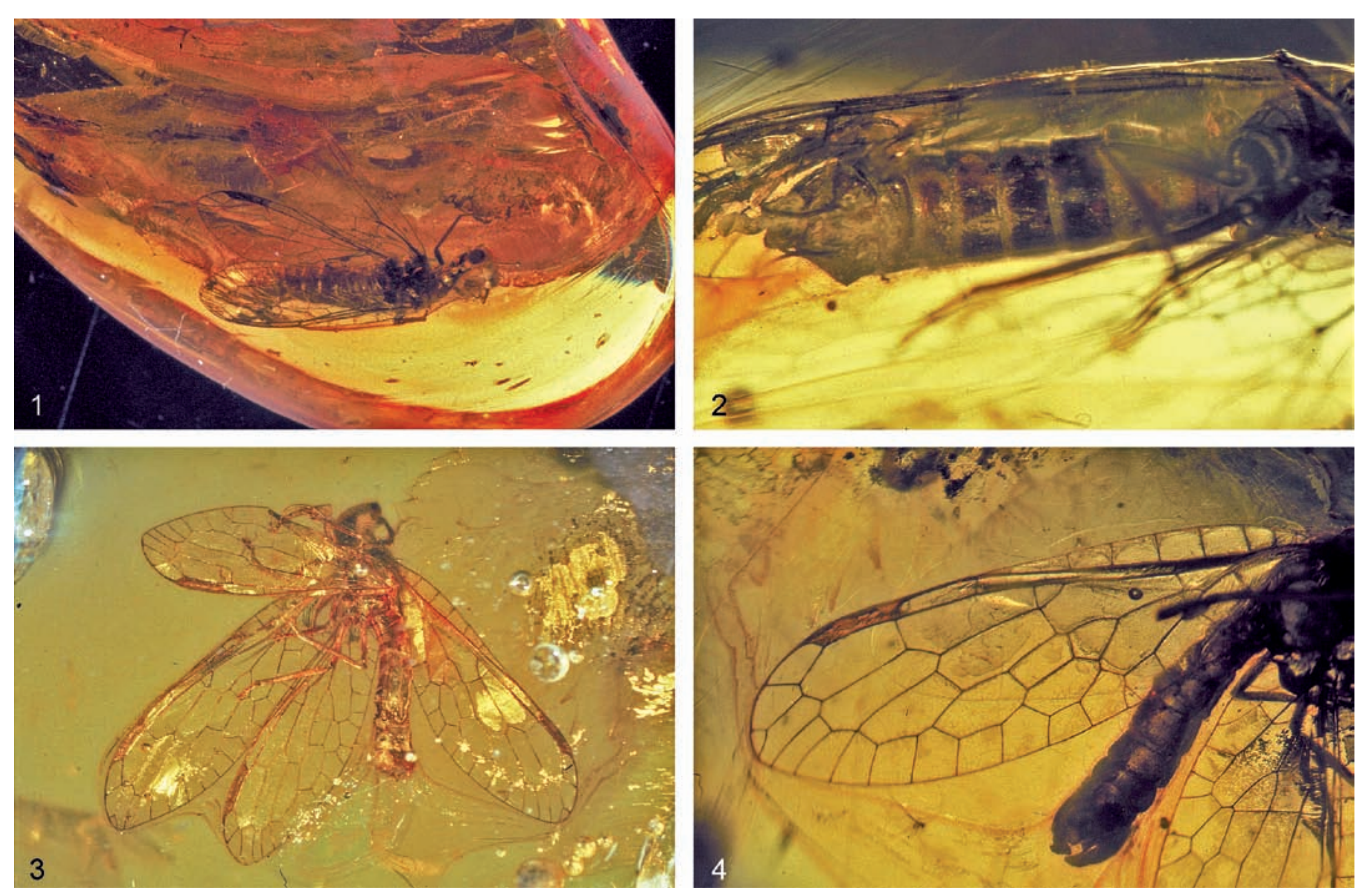


Abb. 56-59: (**1**) Raphidiidae: *Succinoraphidia exhibens* U. Aspöck & H. Aspöck, 2004, Holotypus ♂, Baltischer Bernstein. VFlL: 8,5 mm. Kamelhalsfliegen sind Rarissima im Baltischen Bernstein. (**2**) Raphidiidae: *Succinoraphidia exhibens* U. Aspöck & H. Aspöck, 2004, Holotypus ♂, Baltischer Bernstein. Abdomen, ventral. Bei diesem Tier sind auch die taxonomisch und systematisch so wichtigen Genitalsegmente so gut erhalten, dass phylogenetische Schlussfolgerungen möglich sind. (**3**) Inocelliidae: *Succinofibla aperta* U. Aspöck & H. Aspöck, 2004, Holotypus ♂, Baltischer Bernstein. Ventral. VFlL: 9 mm. (**4**) Inocelliidae: *Succinofibla aperta* U. Aspöck & H. Aspöck, 2004, Holotypus ♂, Baltischer Bernstein. Abdomen, dorsal. Auch bei diesem Individuum sind die Genitalsegmente sensationell gut erhalten. Foto: Alice Schumacher. Aus Aspöck U. & H. Aspöck (2004). Mit freundlicher Genehmigung von Blackwell Publishing.

sedis einzustufen, da keine diagnostischen Merkmale erhalten sind. Eindeutige Sisyridae sind aus eozänem Bernstein Frankreichs und aus dem Baltischen Bernstein bekannt (Nel & Jarzembowsky 1997, Nel et al. 2002b).

Die nur als Flügel erhaltenen triassischen Osmylitidae könnten als Stammgruppe der übrigen Familien interpretiert werden, von Osmylidae gibt es durchaus üppige Fossilfunde, sie reichen vom späten Jura bis ins späte Känozoikum. Anlässlich der Redeskription von *Lithosmylidia* Riek hat sich Lambkin (1988) mit der Problematik diverser Fügelreste auseinandergesetzt.

Die ältesten Nachweise von Coniopterygidae, Aleuropteryginae, stammen aus dem späten Jura Kasachstans (Meinander 1975). Alle übrigen Funde stammen (mit Ausnahme eines Abdrucks aus dem Oligozän Frankreichs) aus kreidezeitlichen (Meinander 1998, Whalley 1980, Azar et al. 2000, Grimaldi 2000, Engel 2002b, 2004b) und tertiären Bernsteinen (Meinander 1998, Dobosz & Krzeminski 2000).

Der einzige Nachweis fossiler Dilaridae liegt aus dem Baltischen Bernstein vor (Engel 1999): *Cascadilar eocenicus* Engel, 1999, ein Männchen, wie aus den pektinaten Antennen geschlossen werden kann.

Auch die viel robusteren Mantispidae sind fossil nur spärlich vertreten. Die ältesten Funde stammen aus dem späten Jura von Kasachstan (Lambkin 1986). Aus kreidezeitlichen Ablagerungen wurden von Makarkin (1990, 1996) Drepanicinae beschrieben, Mantispinae sind seit dem Oligozän und Miozän bekannt (Nel 1988). Besonders erwähnenswert ist *Mantispidiptera henryi* aus Spätkreide-Bernstein von New Jersey (Grimaldi 2000) mit halterenartigen Hinterflügeln.

Rhachiberothidae, heute auf das subsaharische Afrika beschränkt, dürften während der Kreidezeit und vermutlich auch im Paläogen weltweit verbreitet gewesen sein und sind vermutlich im Übergang Eozän-Oligozän weitgehend verschwunden. Fossil gibt es sie aus dem Kreidebernstein des Libanon (Whalley 1980), von Frankreich (Schlüter 1978), New Jersey (Grimaldi

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

2000) und Myanmar (ENGEL 2004). Ein Nachweis aus dem Baltischen Bernstein (WHALLEY 1983, ENGEL 2004a) belegt ebenfalls Vorkommen außerhalb Afrikas.

Die frühesten sicheren Nachweise von Berothidae stammen aus libanesischem (WHALLEY 1980), burmesischem (GRIMALDI et al. 2002), New Jersey- (GRIMALDI 2000) und kanadischem (KLIMASZEWSKI & KEVAN 1986) Kreide-Bernstein, obwohl – wie eingangs erwähnt – die jurassischen Mesithonidae möglicherweise urtümliche Berothidae sind. Nachweise im Paläogen stammen aus dem Baltischen Bernstein (KRÜGER 1923, WEITSCHAT & WICHARD 2000).

Chrysopidae sind seit dem frühen Jura und mehrfach im Miozän nachgewiesen (die Literatur dazu ist in GRIMALDI & ENGEL 2005 zusammengefasst). Im Baltischen und Dominikanischen Bernstein sind sie spärlich (WEITSCHAT & WICHARD 2002).

Hemerobiidae sind aus dem späten Jura Kasachstans und aus der frühen Kreide Chinas bekannt (OSWALD 1993a). Häufiger findet man sie im Baltischen (KRÜGER 1923, WEITSCHAT & WICHARD 2002) und im Dominikanischen Bernstein (OSWALD 1999) und in Abdrücken aus dem Eozän und Oligozän.

Polystoechotidae sind aus dem Jura und der Frühen Kreide Asiens, Australiens und Europas bekannt, ihre heutige Beschränkung auf Gebiete in der Nearktis und in Chile demonstriert die dramatische Beinahe-Auslöschung dieser Gruppe. Ein ähnliches Schicksal betrifft offensichtlich auch die heute sehr disjunkt vorkommenden Ithonidae und ihre montanen, als Rapismatidae beschriebenen Taxa (siehe Kapitel 6). Bisher sind keine Fossilfunde von Ithonidae bekannt.

Die Familien der Myrmeleontiformia, des am besten begründeten Monophylums innerhalb der Neuroptera, haben je ihre eigene spektakuläre Fossilgeschichte. Die heute reliktär verbreiteten Psychopsidae sind fossil ein beinahe globales Phänomen, bekannt aus der späten Trias von Australien und Afrika, dem Jura/Kreide-Übergang von Asien, Nordamerika und Südamerika, dem Eozän von Europa und Nordamerika (MARTINS-NETO 2000, GRIMALDI 2000, ANDERSEN 2001). Nemopteridae sind fossil nicht nur aus der frühen Kreide Südamerikas bekannt (MARTINS-NETO 2000), sondern auch aus dem Paläogen (Übergang Eozän-Oligozän) Nordamerikas (Florissant: Colorado) (COCKERELL 1907, PIERCE & KIRKBY 1959). Sie fehlen rezent in Nordamerika, aber z. B. auch auf der Apenninnen-Halbinsel. Die heute auf Neuseeland und Australien beschränkten Nymphidae sind fossil aus dem Jura Eurasiens (CARPENTER 1929, PANFILOV 1980) und aus dem Baltischen Bernstein (KRÜGER 1923, MAC LEOD 1970) bekannt.



Abb. 60: Wie sie einander gleichen – das fossile Raphidiopteren-♀ (VFlL: 18 mm), aus ober-jurassischen, ca. 140 Millionen Jahre alten Ablagerungen in Liaoing (China) und die einheimische *Dichrostigma flavipes* (STEIN, 1863) (VFlL: 18 mm), Niederösterreich, Dürnstein, bei der Eiablage! Kamelhalsfliegen sind Paradebeispiele für lebende Fossilien. Foto: Horst Aspöck und Hubert Rausch.

Myrmeleontidae wurden aus dem Oberen Jura bzw. der Unteren Kreide von China (REN & GUO 1996), von Brasilien (MARTINS-NETO 2000) und von Israel (DOBRUSKINA & al. 1997) dokumentiert. Zahlreiche Funde können nicht mit Sicherheit klassifiziert werden. Aus dem Tertiär liegt auch ein Vertreter der Gattung *Dendroleon* vor (STATZ 1936). Sonderbarerweise sind Ascalaphidae fossil nur spärlich aus dem Tertiär Europas und dem Fernen Osten Russlands vertreten (NEL 1991, MAKARKIN 1998). Aus dem Baltischen Bernstein liegt die Beschreibung einer Larve vor (MACLEOD 1970).

Diverse ausgestorbene Familien des Myrmeleontiformia-Komplexes sind nur als Flügelabdrücke erhalten. Eine Ausnahme bilden die spektakulären, teilweise gut erhaltenen Kalligrammatidae aus dem Jura und der frühen Kreidezeit Europas und Zentralasiens. Mit einer Flügelspannweite von über 24 cm gehören sie zu den größten bekannten Neuropteren. Ihre Augenflecken beflügeln die Phantasie von Paläo- und Rezententomologen gleichermaßen (siehe Kapitel 7.8 und Abb. 139). Ihre auffällige „Vena triplica“ (apikale Vereinigung von Subcosta, Radius, und Radiussektor im Hinterflügel) assoziiert sie mit dem Psychopsidae-Nemopteridae-Cladus.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

4. Turnier der Stammbäume

Ernst Heinrich Philipp August HAECKEL (1834-1919) (Abb. 61) gilt als Vater des biologischen Stammbaums, seine ersten Stammbäume waren tatsächlich baumförmig und sehr romantisch, inspiriert wurde er durch die Stammbäume seines Sprachwissenschaften betreibenden Freundes. Der erste und bis heute wohl berühmteste Stammbaum der Insekten geht auf den Wiener Paläontologen und Phylogenetiker Anton HANDLIRSCH (1865-1935) (Abb. 62), der im Naturhistorischen Museum Wien wirkte, zurück. Sein viel zitiertes Opus magnum „Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen" von 1906-1908 hat Generationen inspiriert. Auf diesem Werk und späteren Ergänzungen basiert auch der „Stammbaum der Insekten nach A. HANDLIRSCH (1934)" (Abb. 63), der jahrzehntelang und bis zuletzt, nostalgisch geliebt, in der Schausammlung des Naturhistorischen Museums hing. Heute leuchtet an dieser Stelle ein moderner Stammbaum (Abb. 64), der sich an dem großen Entomologen und Phylogenetiker Willi HENNIG (1913-1967) orientiert und in den natürlich ganz rezente Expertisen eingeflossen sind (KRISTENSEN 1991, 1995 und – was die drei Ordnungen der Neuropterida betrifft – ASPÖCK U. et al. 2001).

Einer der ältesten, der Ordnung Neuroptera gewidmeten Stammbäume geht auf den Australier Robin John TILLYARD (1881-1937) zurück (Abb. 66). Er lässt Myrmeleontidae, Ascalaphidae, Nymphidae und Nemopteridae als Verwandtschaftsgruppe abzweigen, verkennt jedoch die Zugehörigkeit der Psychopsidae zu dieser Gruppe völlig. Die fast willkürlich erscheinende Verteilung der übrigen Familien überrascht, wenn man das reiche Neuropteren-Opus dieses Autors kennt. Auch der Stammbaum der Neuroptera von HANDLIRSCH (Abb. 65) hat heute nur noch historische Bedeutung. Der seiner Zeit weit vorauseilende, genial moderne Stammbaum der Neuroptera des 27-jährigen WITHYCOMBE (1925) (Abb. 67) beruht – und das ist wesentlich – vorwiegend auf larvalen Merkmalen. Der viel zu früh verstorbene Cyril Luckes WITHYCOMBE (1898-1926) hat nicht nur die Monophylie der Myrmeleontiformia erkannt, sondern auch jene der Mantispidae, Dilaridae und Berothidae. Die basale Abzweigung der Ithonidae (völlig getrennt von den – wie wir heute wissen – verwandten Polystoechotidae) und der Coniopterygidae geht allerdings ebenfalls auf WITHYCOMBE zurück und wurde zum Dogma.

Auch nach der „Hennigianischen Wende" der Systematik, also der konsequenten Einforderung monophyletischer Gruppen, die auf eine gemeinsame Stammart zurückgehen, alle Arten umfassen und auf gemeinsamen abgeleiteten Merkmalen (Synapomorphien) begründet sind, und dem Erscheinen der Beiträge von Willi Hennig zum System der Insekten (HENNIG 1953, 1969, 1981) gelten die Coleoptera (Käfer) ganz traditionell als Schwestergruppe der Neuropterida. Synapomorphien dafür liefern nach neueren Ergebnissen Strukturen des Ovipositors (MICKOLEIT 1973) und Elemente der Flügelgelenkung (HÖRNSCHEMEYER 1998), Hafteinrichtungen der Tarsen, allerdings mit Coleoptera + Strepsiptera (BEUTEL & GORB 2001), und natürlich auch molekulare Parameter (WHITING et al. 1997). Die Monophylie der Neuropterida, also der drei Ordnungen Raphidioptera, Megaloptera und Neuroptera, ist ebenfalls längst Tradition und ohne Alternative, aber dennoch schwer zu begründen (Literatur und Argumentation sind in ASPÖCK U. & H. ASPÖCK 2005a, b, c, d zusammenge-

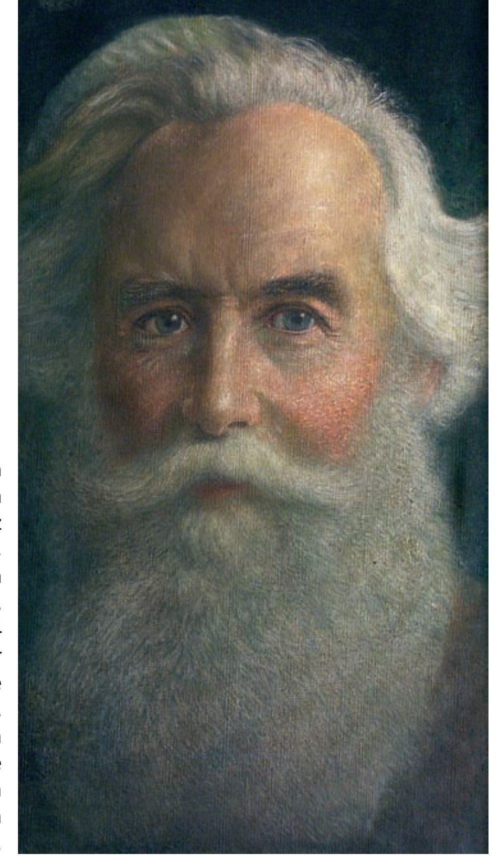


Abb. 61: Porträt von Ernst Haeckel (1834-1919), 155x89 cm, Öl auf Leinwand, von Eduard Daelen (1848-1923). Das Bild, das die geistige Größe des alten Ernst Haeckel in geradezu verklärter Schönheit ausstrahlt, wurde 1998 auf einer Auktion in Konstanz verkauft und gelangte schließlich in den Besitz des Stuttgarter Antiquars Ulrich Engel, der es mehreren deutschen Instituten und Museen zum Kauf anbot. Bedingt durch finanzielle Knappheit sah sich keine dieser Institutionen imstande, das Bild zu kaufen. Anlässlich der Tagung der Gesellschaft für Biologische Systematik im September 2004 besuchte einer von uns (H.A.) das Antiquariat Engel & Co., sah das Bild und war hingerissen. Herr Engel bot es zu einem sehr moderaten Preis an, die außergewöhnliche Größe des Bildes verhinderte letztlich jedoch einen Privatankauf. Nach Wien zurückgekehrt, machte H.A. den Generaldirektor des Naturhistorischen Museums, Univ.-Prof. Dr. Bernd Lötsch, auf das Bild und auf die kaum wiederkehrende Möglichkeit, es zu erwerben, aufmerksam. Prof. Lötsch entschloss sich sofort zum Kauf, Herr Engel brachte das Bild persönlich nach Wien. So schmückt es heute den Ernst Haeckel-Saal im Haus am Ring. Foto: Alice Schumacher.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

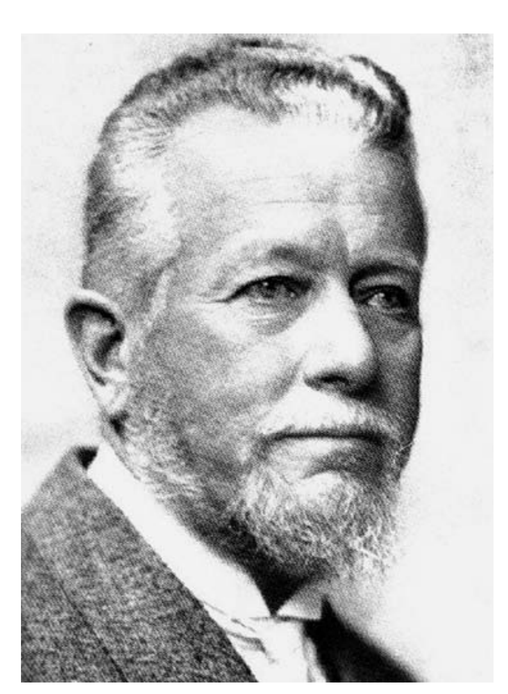


Abb. 62: Anton Handlirsch, 1865 (Wien) – 1935 (Wien). Auf Wunsch seines Vaters studierte er zunächst Pharmazie, seine schon in früher Jugend manifeste Begeisterung für Insekten und seine herzliche Beziehung zu Friedrich Brauer, der ihm ein väterlicher Freund wurde, bedingten indes, dass sein weiterer Lebensweg durch die Entomologie geprägt wurde. 1892 wurde er wissenschaftlicher Assistent am Naturhistorischen Museum in Wien und blieb dem Haus bis zu seinem Tode treu. Anton Handlirsch war der Nachfolger von Friedrich Brauer und der Vorgänger von Max Beier in der entomologischen Abteilung des Museums. 1923 wurde er Ehrendoktor der Universität Graz, 1924 habilitierte er sich an der Universität Wien und wurde 1931 zum ao. Universitätsprofessor ernannt. 1906-1908 erschien das Opus magnum von Anton Handlirsch „Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen", das ihn als genialen Wissenschaftler auswies. Er gilt mit Recht als Begründer der Paläoentomologie, und er war ohne Zweifel einer der bedeutendsten Zoologen, die Österreich hervorgebracht hat. (Biographie: BEIER 1935)

fasst). Es geht dabei unter anderem um Gemeinsamkeiten, die Sklerit-Nähte, den Ovipositor und die Komplexaugen betreffen – ein gutes Beispiel dafür, dass es nicht immer auf plakative und auffällige Merkmale ankommt, sondern auf sogenannte konstitutive Merkmale, die eben auch unscheinbar und versteckt sein können.

Bis in die jüngste Zeit galten Raphidioptera und Megaloptera als Schwestergruppen, ganz offensichtlich auf der Basis primitiver Ähnlichkeiten. Ein Schwestergruppenverhältnis Megaloptera+Neuroptera ist auf Grund folgender Argumente jedoch überzeugender: Im Kontext der Hypothese aquatischer Larven einer gemeinsamen Stammart haben nicht nur Megaloptera diese beibehalten, sondern auch ein Teil der Neuroptera, nämlich Nevrorthidae und Sisyridae. Die Larven der übrigen Familien sind terrestrisch geworden, also zum Landleben übergegangen. Wie sie dabei mit dem Problem Austrocknung zu Rande kommen, ist im Kapitel 7.1 zu lesen.

Ein weiteres gemeinsames abgeleitetes larvales Merkmal der Megaloptera und Neuroptera betrifft die Versenkung der Maxillenbasen in die Kopfkapsel und die Verlängerung der Stipites. Bei den Megaloptera ist es dabei geblieben, bei den Neuroptera wurde die berühmte Saugzange (Kapitel 7.2) evolviert, für die die genannten Merkmale Voraussetzung waren.

Synapomorphien in den Genitalskleriten, vor allem der Männchen, liefern weitere Argumente für das Schwestergruppenverhältnis von Megaloptera und Neuroptera (ASPÖCK U. 1992, 1993, 1995, ASPÖCK U. et al. 2001).

Die Aufdeckung der Sonderstellung der Nevrorthidae auf der Basis larvaler Kopfmerkmale, zunächst als Schwestergruppe der Myrmeleontiformia (ASPÖCK U. 1992) und schließlich als Schwestergruppe der Myrmeleontiformia + Hemerobiiformia, also aller übrigen Familien der Neuroptera (ASPÖCK U. et al. 2001), hat Furore gemacht und ist in zahlreiche Übersichtsarbeiten eingegangen, zuletzt in das grandiose Buch „Evolution of Insects" von GRIMALDI & ENGEL (2005). Dazu muss man wissen, dass die Imagines der Nevrorthidae für den unbefangenen Beobachter den Hemerobiiden durchaus ähnlich sehen, dort wurde *Nevrorthus* zunächst auch angesiedelt. Wegen der aquatischen Larven und auch einer habituellen Ähnlichkeit der Adulten mit Sisyridae waren Nevrorthidae lange Zeit in dieser Familie versenkt. Erfolgshabitus dreier nicht miteinander verwandter Familien – ein interessantes Phänomen (siehe auch Kapitel 7.8)!

Und dann kamen die Moleküle … Im molekularsystematischen Labor des Naturhistorischen Museums Wien wurden die Hemerobiiformia zerrissen (HARING & U. ASPÖCK 2004). Wir haben diesen Konflikt als „Morphological Evidence and the Molecular Advocatus Diaboli" diskutiert (ASPÖCK U., ASPÖCK H. & HARING 2003) und stellen uns dieser Herausforderung (Abb. 68, 69). In einem allerjüngsten Ansatz (ASPÖCK U. & H. ASPÖCK 2007) wurde die Homologie der Genitalsegmente in den Stammbaumkonflikt eingebracht (Abb. 70), plausible Ergebnisse, wie die unabhängige Abzweigung der Sisyridae und Osmylidae, wurden bestätigt, Ungereimtheiten wurden im Sinne der morphologischen Analyse (ASPÖCK U. et al. 2001) korrigiert. Neue Hypothesen, wie etwa das Schwestergruppenverhältnis des Polystoechotiden-Cladus mit den Myrmeleontiformia, exponieren sich selbst und fordern zur Falsifizierung auf – als Katalysatoren, die einander ablösen. Die Coniopterygidae als mögliche Schwestergruppe des Dilariden-Cladus und die Ithonidae, mittlerweile als Schwestergruppe der Polystoechotidae etabliert, wurden jedenfalls vom Dogma, basale „offshoots" zu sein, befreit.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

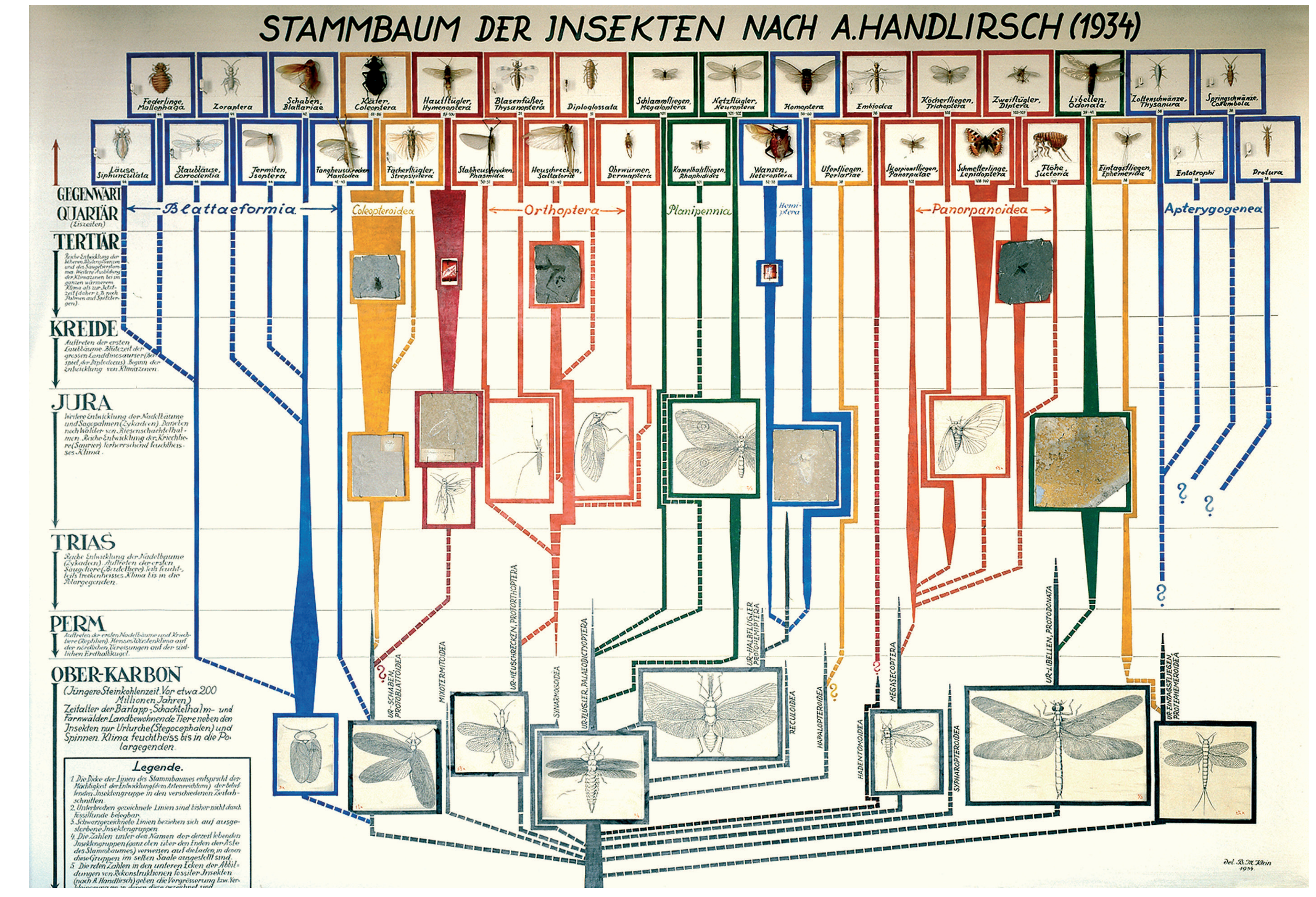


Abb. 63: Stammbaum der Insekten nach A. Handlirsch (1934) gestaltet von B.M. Klein, (1934). Ein Diorama der besonderen Art mit „echten“ Fossilien, Versteinerungen und Bernsteineinschlüssen, genadelten Insekten und zahlreichen Abbildungen. Herzstück des Insektensaales im Naturhistorischen Museum Wien bis in die jüngste Zeit, heute – als Reminiszenz an die goldene Vergangenheit – im Arbeitsbereich der Entomologie. Foto: Alice Schuhmacher.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

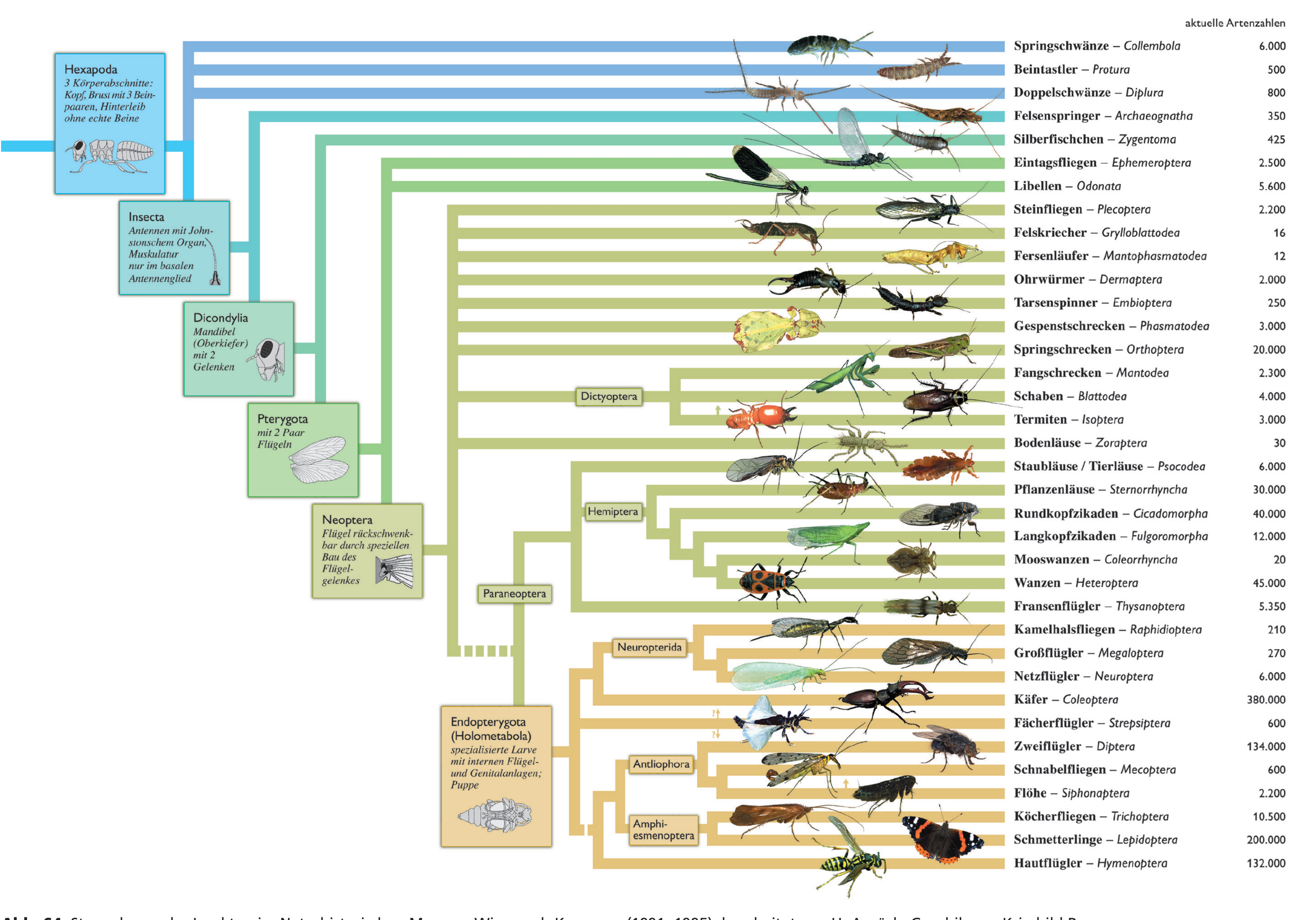


Abb. 64: Stammbaum der Insekten im Naturhistorischen Museum Wien nach Kristensen (1991, 1995), bearbeitet von U. Aspöck, Graphik von Krimhild Repp.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

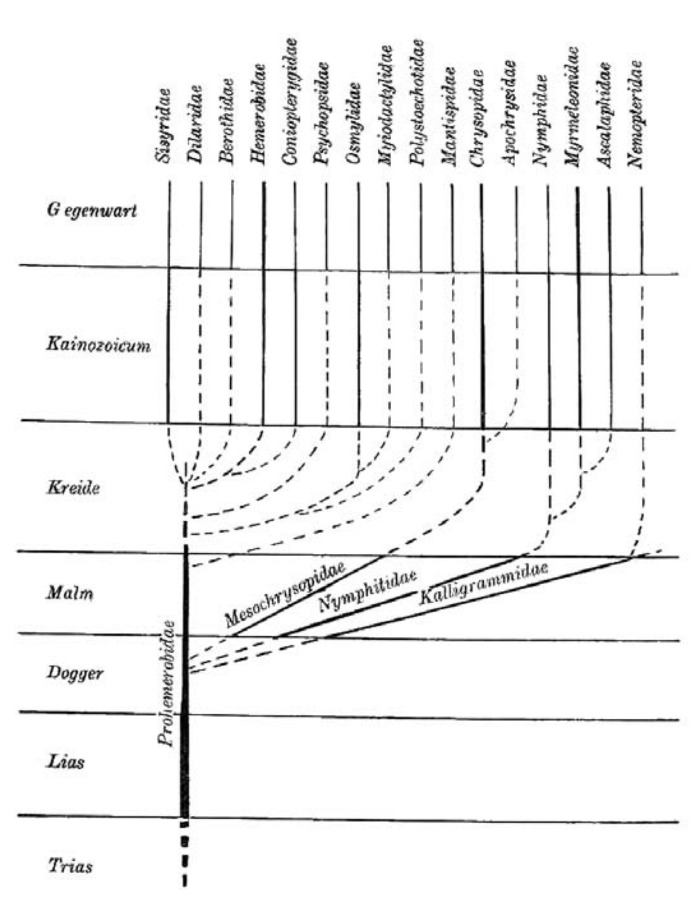


Abb. 65: Stammbaum der Neuroptera von Anton HANDLIRSCH (1906-1908), der heute nur noch historische Bedeutung hat.

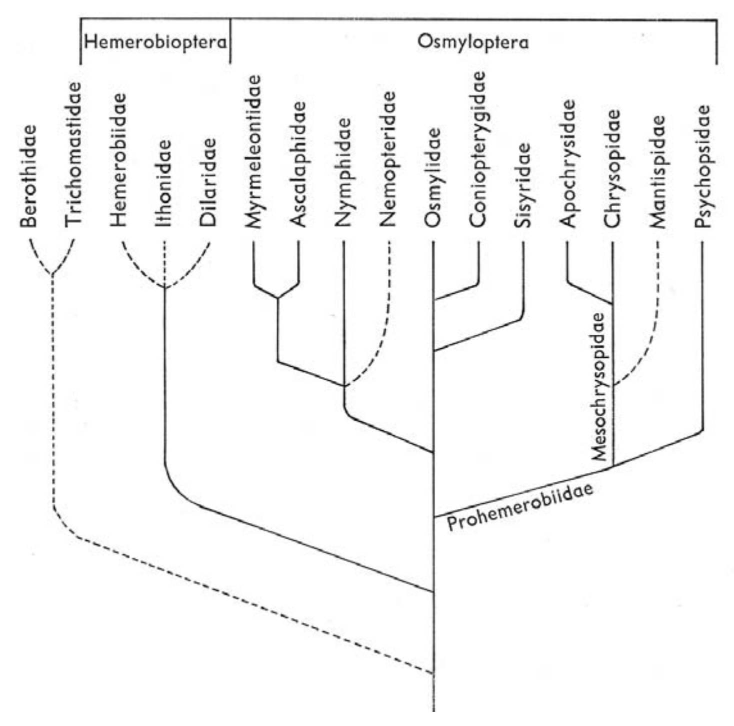


Abb. 66: Stammbaum der Neuroptera von Tillyard aus MEINANDER (1972). Ein Teil der heutigen Myrmeleontiformia ist (wie übrigens auch beim Stammbaum von Anton Handlirsch) bereits erfasst, die Zugehörigkeit der Psychopsidae wird hingegen völlig verkannt.

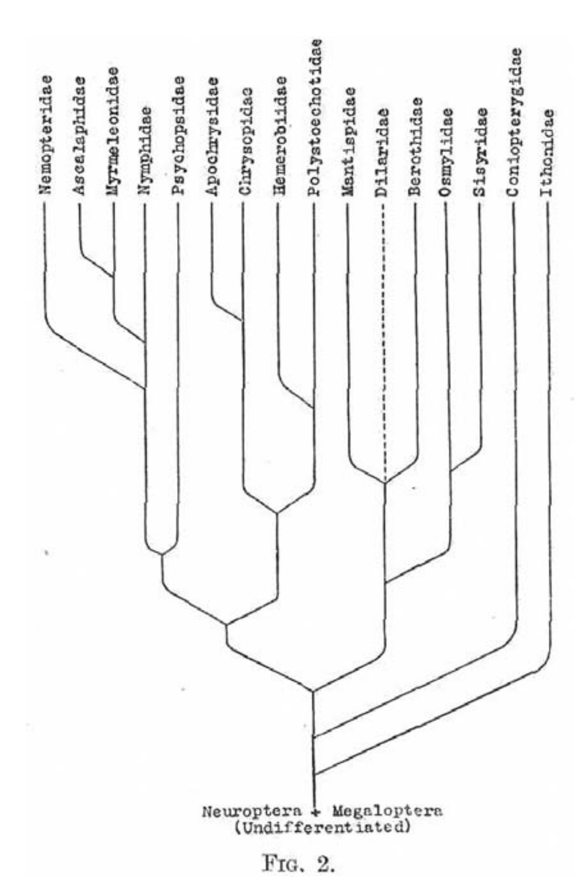


Abb. 67: Stammbaum der Neuroptera von WITHYCOMBE (1925). Der seiner Zeit weit vorauseilende und viel zu jung verstorbene Withycombe legt seinem Stammbaum vorwiegend larvale Merkmale zu Grunde. Er dokumentiert nicht nur die Monophylie der Myrmeleontiformia, sondern er erkennt auch die nahe Verwandtschaft der Mantispidae, Dilaridae und Berothidae. Die heute nicht mehr haltbare Bezeichnung der Ithonidae und Coniopterygidae als „early offshoots" geht allerdings ebenfalls auf Withycombe zurück und wurde zum Dogma.

5. Spröde Moleküle

Die weltweit erste speziell den Neuropterida gewidmete molekularsystematische Analyse (HARING & U. ASPÖCK 2004) stammt aus Österreich, aus dem Labor für molekulare Systematik des Naturhistorischen Museums Wien. Die Ergebnisse (siehe Kap. 4) unterstützen die holomorphologischen Hypothesen zu großem Teil, so das Schwestergruppenverhältnis Megaloptera + Neuroptera, Nevrorthidae als Schwestertaxon der übrigen Neuroptera, Monophylie der Unterordnung Myrmeleontiformia. Die Zerreißung der Unterordnung Hemerobiiformia liefert einerseits alternative, mehr als nur heuristisch interessante, vielversprechende Ansätze (siehe Kapitel 4), andererseits unplausible Positionen, die auf teilweise geringe Eignung der gewählten Gene schließen lassen.

Es wurden zwei mitochondriale Gene sowie zwei Kerngene auf ihre Brauchbarkeit für diese phylogeneti-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

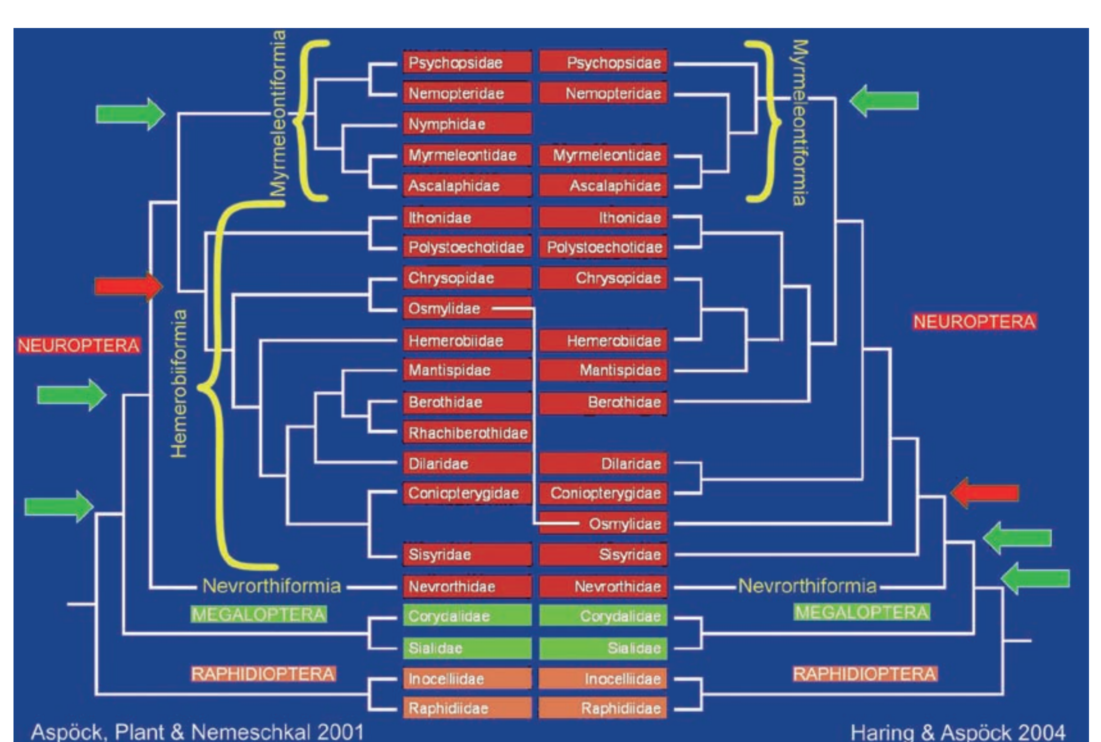


Abb. 68: Holomorphologischer (links) versus molekularsystematischer Stammbaum (rechts) der Neuropterida nach ASPÖCK U., PLANT & NEMESCHKAL 2001 / HARING & ASPÖCK 2004. Konformität (grüne Pfeile) besteht im Schwestergruppenverhältnis Megaloptera + Neuroptera und dem Monophylum Myrmeleontiformia. Diskrepanzen (rote Pfeile) ergeben sich durch die Auflösung der Hemerobiiformia in der molekularen Analyse. (Zum Zeitpunkt der Erstellung der molekularen Analyse waren von Nymphidae und Rhachiberothidae keine Sequenzdaten verfügbar. Inzwischen wurden die Rhachiberothidae molekularbiologisch analysiert, wobei das Schwestergruppenverhältnis zu den Berothidae bestätigt werden konnte).

sche Analyse getestet. Die beiden Kerngene, die den Translations-Elongationsfaktor 1α (EF1α) und die ribosomale 18S rRNA (18S) kodieren, erwiesen sich als ungeeignet. In den 18S-Sequenzen sind die gut alinierbaren Abschnitte sehr stark konserviert und enthalten daher eine zu geringe Zahl phylogenetisch informativer Nukleotidsubstitutionen. Andererseits sind die variablen Bereiche so divergent, dass ein sinnvolles Alignment nicht mehr möglich ist und sie daher für die Stammbaumerstellung ebenfalls nicht verwendet werden können. Das zweite nukleäre Gen (EF1α) ist, wie sich im Laufe der Analyse herausstellte, in mehr als nur einer Kopie im Genom vorhanden. Da dies die Gefahr des Vergleichs metaloger Sequenzen birgt, erscheint dieses Gen – zumindest nach derzeitigem Wissensstand – nicht brauchbar.

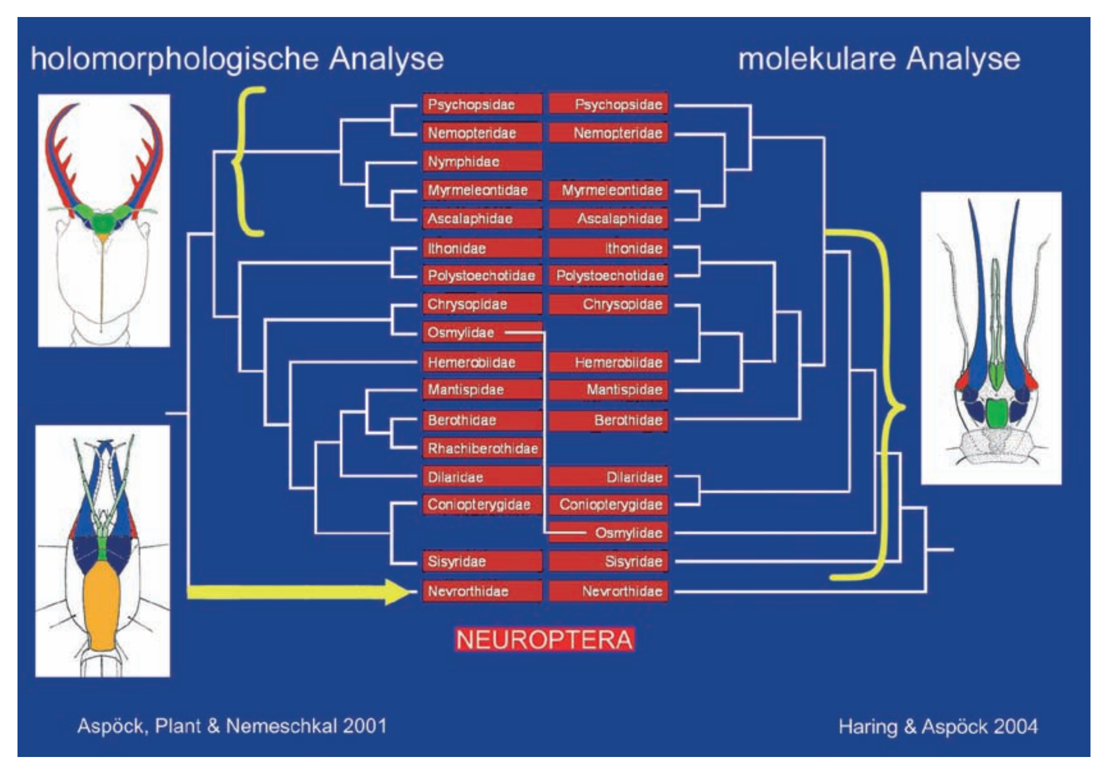


Abb. 69: Holomorphologischer versus molekularsystematischer Stammbaum der Neuropterida nach ASPÖCK U., PLANT & NEMESCHKAL 2001 / HARING & ASPÖCK 2004. Die Auflösung der geschlossenen Kopfkapsel zum „Maxillenkopf" wird in der holomorphologischen Analyse als Autapomorphie der Hemerobiiformia interpretiert. Im Modell der paraphyletischen Hemerobiiformia der molekularen Analyse wurde die Kopfkapsel mindestens dreimal unabhängig zum Maxillenkopf aufgelöst.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

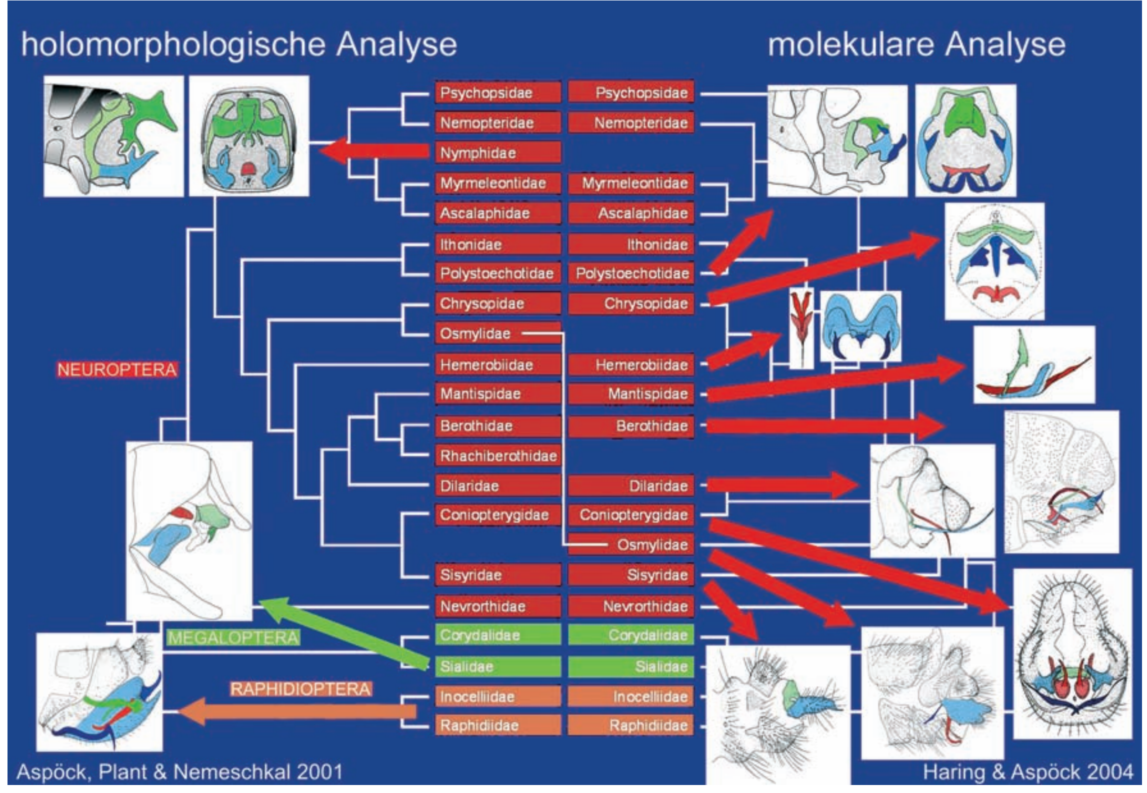


Abb. 70: Neue Hypothesen zur Auflösung des Konflikts paraphyletischer Hemerobiiformia (siehe Text) ergeben sich durch neue Interpretationen bei der Homologisierung der Genitalsklerite (Kapitel 7.5).

Die mitochondrialen Gene für die Untereinheit 3 der Cytochrom-c Oxidase (COX3) bzw. für die ribosomale 16S rRNA (16S) bieten den Vorteil, dass sie leicht zu isolieren sind und aufgrund der höheren Mutationsrate im mitochondrialen Genom eine hohe Variabilität zeigen. Allerdings erwiesen sich diese beiden Gene als zu variabel für die Auflösung der tieferen Verzweigungen der Stammbäume. Hier verhindert das Problem der Sequenzsättigung die molekular-phylogenetische Analyse der frühen Aufspaltungsereignisse.

Für die Zukunft bleibt die Suche nach weiteren, als Markersequenzen geeigneten Kerngenen die Herausforderung schlechthin. Es gilt, molekulare Merkmale zu finden, die für den evolutionären Zeitrahmen der frühen Diversifikation der Neuropterida phylogenetisch informativ sind.

Um es auf den Punkt zu bringen: Nicht die Moleküle sind spröde, die Neuropterida sind es!

6. Neuropterida weltweit – biogeographische Facetten

Neuropterida tummeln sich über den Globus, doch nur von den wenigsten kennen wir die Verbreitungsareale genau, ganz im Gegenteil, von manchen Arten kennen wir nur einen Punkt ihres Vorkommens, nämlich den bei der Erstbeschreibung genannten Locus typicus. Viele Arten werden ausgestorben sein, bevor wir sie chorologisch erfasst haben, zahllose unbeschriebene unentdeckte Arten werden ausgerottet sein, ehe wir sie entdeckt haben. Die sich uns heute präsentierende Verbreitung von Arten ist nicht zufällig so wie sie ist, sondern bedingt durch kausalhistorische und ökologische Zusammenhänge. Klimaänderungen der jüngsten Zeit, der jüngeren (z. B. Pleistozän) und älteren Vergangenheit (der Zeit der Kontinentaldrift) haben die rezente Verbreitung entscheidend geprägt. Ausgewählte Beispiele sollen dies erläutern.

6.1. Raphidioptera – Phönix aus der Asche?

Die heutige, auf die Nordhemisphäre beschränkte Verbreitung der Kamelhalsfliegen (Abb. 71) ist vermutlich das Ergebnis einer Katastrophe. Vor etwa 65 Millionen Jahren, also zum Ende der Kreidezeit, stürzte ein Asteroid von vielleicht 10 km Durchmesser mit einer Geschwindigkeit von 20-40 km/sec an der Nordküste der in den Golf von Mexiko ragenden Halbinsel Yucatán in die Erde – das war die dramatische Geburt des Chicxulub-Kraters. Die Folge dieses Kreide-Tertiär (K/T)-Impakts waren gewaltige Erdbeben, Tsunamis, Waldbrände und Freisetzung von ungeheuren Mengen an CO_2, SO_2 und SO_3, globale Verfinsterung und Temperaturabstürze. Vermutlich waren alle Organismen-Gruppen von der Katastrophe betroffen, viele starben aus – spektakulärstes Opfer waren gewiss die Dinosaurier –, unter den Überlebenskünstlern befinden sich die Kamelhalsfliegen.

Jura- und Kreidefossilien belegen, dass Raphidioptera im Mesozoikum auf der Erde weit verbreitet waren

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

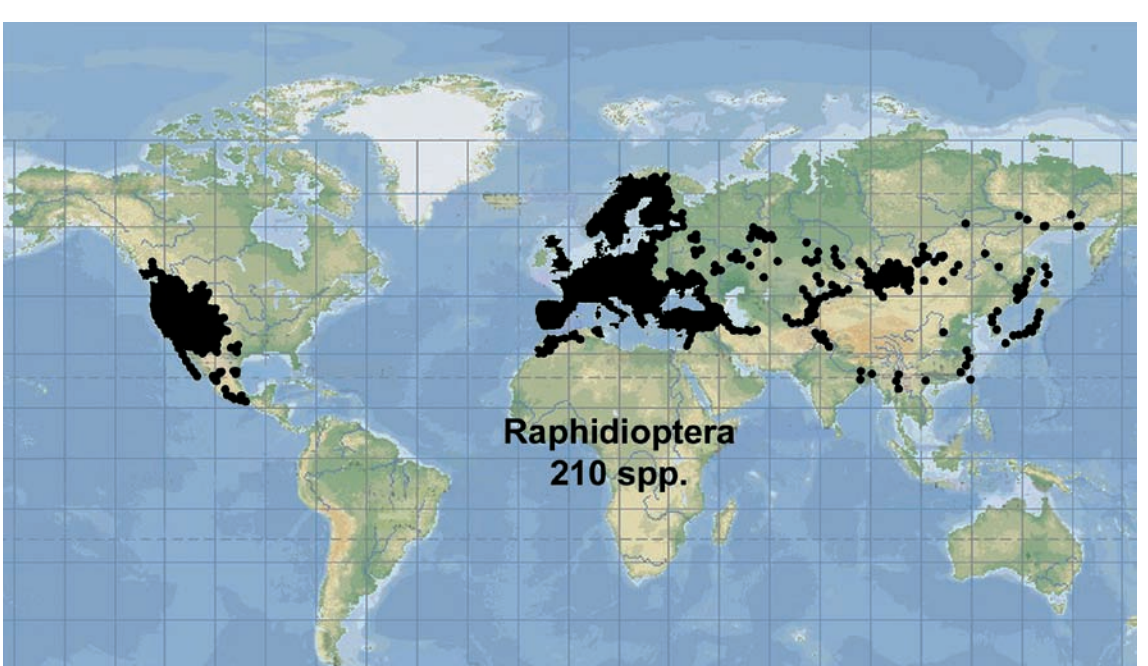


Abb. 71: Gegenwärtige Verbreitung der Ordnung Raphidioptera. Warum fehlen Kamelhalsfliegen heute auf der Südhemisphäre? Warum fehlen sie im Norden und Osten Nordamerikas? Brennende Fragen! Ein Meteorit liefert Hypothesen …

und auch tropische Gebiete bewohnten. Wir vermuten nun, dass nur der auch zur Zeit des K/T-Impakts schon an Kälte adaptierte Zweig der Raphidioptera die Katastrophe überlebte (Abb. 72). Seit dem Ende der Kreide sind jedenfalls auch fossil nur die beiden, heute die Nordhemisphäre bevölkernden Familien Inocelliidae und Raphidiidae bekannt. Kamelhalsfliegen leben in Biotopen des Arboreals, in Wäldern, waldähnlichen Biozönosen und in Biotopen mit spärlicher Strauchvegetation und mit Steppencharakter. Die Larven sind karnivor und leben entweder unter der Borke von Bäumen oder in den obersten Bodenschichten im Bereich von Wurzeln von Sträuchern, Bäumen, selten sogar in Felsspalten in der Nähe von Sträuchern. Die Entwicklungsdauer beträgt mindestens ein Jahr, zumeist jedoch zwei bis mehrere Jahre. Die Larven können wochenlang, ja monatelang hungern. Die Zahl der Larvenstadien – 10 bis 15 – ist nicht fixiert. Soweit uns bekannt ist, brauchen alle rezenten Arten eine vorübergehende (und sei es auch noch so geringe) Temperaturerniedrigung, um die Entwicklung zur Imago zu vollenden. Alle diese Eigenschaften waren offensichtlich für das Überleben des K/T-Events von essentieller Bedeutung und nur die an solcherart „winterliche" Bedingungen adaptierten Populationen (Spezies) der Nordhemisphäre blieben erhalten.

Die rezente Verbreitung der Raphidioptera (mit ihren insgesamt etwa 215 bekannten und möglicherweise gut 250 tatsächlich existierenden Arten) umfasst im Wesentlichen die arborealen Teile der Paläarktis (die Südgrenze verläuft in den Gebirgen Nordafrikas, in Israel, im Nord-Irak, Nord-Iran, Nord-Pakistan, Nord-Indien, Myanmar, Nord-Thailand und in den Gebirgen von Taiwan) und die westliche und südliche Nearktis (mit dem südlichsten bekannten Nachweis in Südmexiko an der Grenze zu Guatemala). Die nördlichsten Verbreitungspunkte in Amerika liegen in Südkanada. Im Norden von Nordamerika und im Osten der USA gibt es – ein bis heute ungelöstes Rätsel – rezent keine Kamelhalsfliegen.

Die heute in Amerika lebenden Arten sind nicht über die Beringstraße aus Asien eingewandert – obwohl diese Hypothese betörend einfach anmutet –, sondern sie sind viel ältere Nachkommen laurasischer und gondwanischer Vorfahren. Sie sind also mit den Kontinenten mitgedriftet! Literatur zu diesem Thema hat ASPÖCK H. (2004) zusammengetragen.

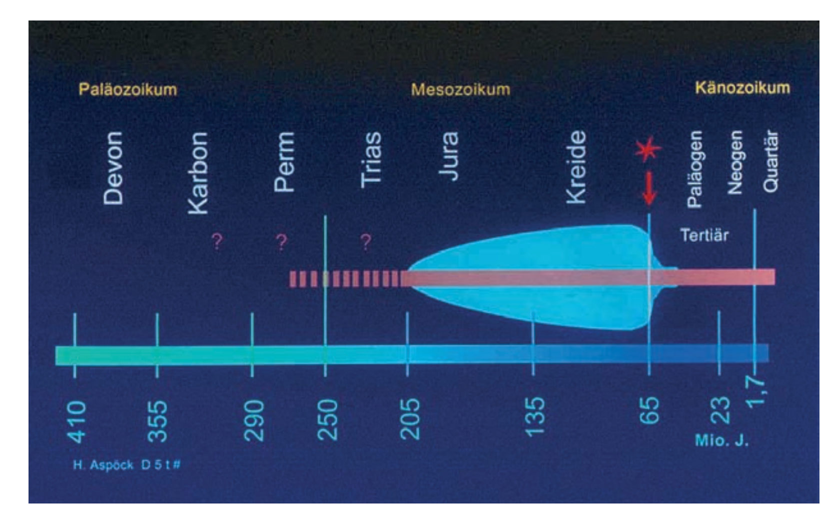


Abb. 72: Mesozoische Blüte der Raphidioptera (blaue Fläche) und ihre Beinahe-Auslöschung zu Ende der Kreidezeit durch den berühmt-berüchtigten K/T-Impakt, den Meteoriteneinschlag auf der mexikanischen Halbinsel Yucatán (roter Pfeil und roter Stern). Die Erde bebte, kühlte ab, Tsunamis wogten, der Himmel verfinsterte sich, … Die in tropischem Milieu lebenden Kamelhalsfliegen starben aus, nur die kälteadaptierten der Nordhemisphäre überlebten.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at



Abb. 73: Nevrorthidae: *Nevrorthus apatelios* H. ASPÖCK, U. ASPÖCK & HÖLZEL, 1977, Italien, Friuli. Spieglein, Spieglein an der Wand … Foto: Peter Sehnal.

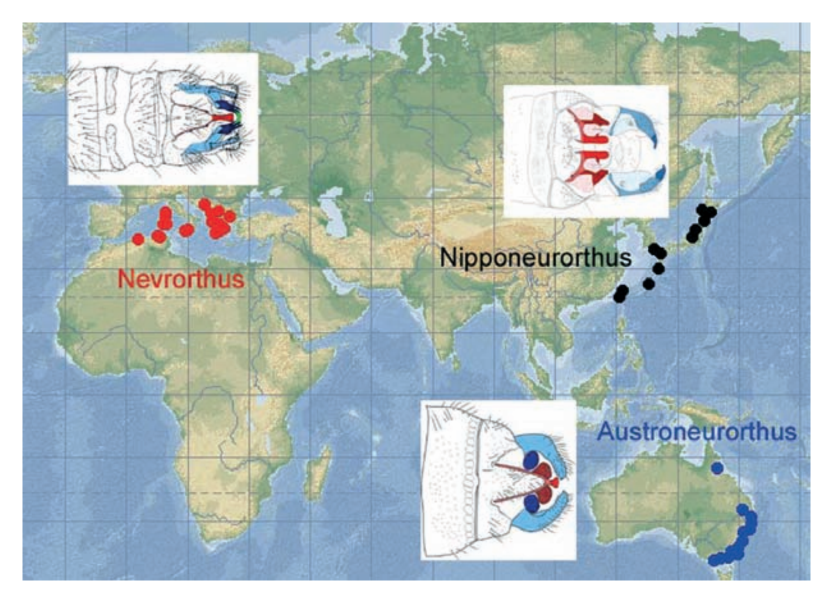


Abb. 74: Weltverbreitung der Nevrorthidae. Die Arten der extrem disjunkt verbreiteten 3 Genera haben sehr einheitliche Larven, sind auch eidonomisch von überraschend ähnlichem Typ. Das Rätsel der Genitalsegmente der ♂ konnte erst in jüngster Zeit geknackt werden. Blau: Gonokoxiten und Gonapophysen des 9. Segments. Grün: Elemente des 11. Segments. Rot: Elemente des 10. Segments, nur bei *Nipponeurorthus* als distinkte Sklerite erhalten. Bei den beiden anderen Genera, *Nevrorthus* und *Austroneurorthus,* sind sie mit dem 9. Sternit bis zur Unkenntlichkeit amalgamiert – eine Synapomorphie?

Kamelhalsfliegen gelten zu Recht als lebende Fossilien – die Konfrontation eines ca. 140 Millionen Jahre alten oberjurassischen Weibchens aus Liaoning (China) mit einer unserer Zeitgenossinnen könnte sprechender nicht sein!

Lebende Fossilien

Nach THENIUS (2000) sind lebende Fossilien durch folgende Besonderheiten ausgezeichnet:
- Isolierte Stellung im System
- Geringe Zahl rezenter Arten
- Beschränkung der Verbreitung auf Reliktstandorte gegenüber einstmals weiterer Verbreitung
- Langsame Evolutionsgeschwindigkeit im Vergleich zu verwandten Taxa
- Bewahrung altertümlicher Merkmale

6.2. Nevrorthidae – Quastenflosser unter den Neuropterida

Ein frecher Titel und Koketterie (Abb. 73) mit einem berühmten lebenden Fossil? Quastenflosser sind das Symbol für lebende Fossilien. Alle Kriterien, die ein lebendes Fossil zu erfüllen hat (siehe Kasten), treffen immerhin auch für Nevrorthidae zu. Ihre systematische Stellung innerhalb der Ordnung Neuroptera gleicht einer Odyssee von Hemerobiidae über Sisyridae bis zur eigenständigen Familiengründung. Heute gelten sie als die Schwestergruppe aller übrigen Neuroptera. Dieser Hypothese liegen morphologische und molekularsystematische Analysen zugrunde. Bisher sind insgesamt nur 12 beschriebene Spezies bekannt, die sich auf drei Genera mit extrem disjunkter Verbreitung verteilen: *Nevrorthus* COSTA, 1863 (mit vier Spezies im Mittelmeerraum), *Nipponeurorthus* NAKAHARA, 1958 (mit 6 Spezies in Japan und Taiwan) und *Austroneurorthus* NAKAHARA, 1958 (mit zwei Spezies in Südostaustralien) (Abb. 74). Bernsteinfunde aus Europa und Myanmar (siehe Kapitel 3) legen Zeugnis von ehemals größerer Verbreitung ab (Abb. 75). Mit urtümlichen Merkmalen imponiert vor allem die aquatische kiemenlose Larve. Ihre schlanke kompakte Kopfkapsel besitzt eine große Gula und wirkt ausgesprochen archaisch im Vergleich mit dem aufgewölbten Schädel der Myrmeleontiformia und dem ventral in maxilläre Platten aufgelösten Kopf der übrigen Familien. Das Besondere an dieser Larve sind nicht die mächtigen Saugzangen, die andere Familien auch haben, sondern eine martialische Kopf-Hals-Gelenkung, die die Kopfschleuderbewegung extrem kanalisiert. Dass das lange zweiteilige Pronotum in Zusammenhang mit dieser Gelenkung evolviert wurde, ist vorläufig Vermutung. Die Larven der drei Genera sind ei-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

nander verblüffend ähnlich. Die aquatische Lebensweise der Puppe, sie wurde von MALICKY (1984) entdeckt und von WICHARD et al. (2002) bestätigt, ist ebenfalls einzigartig unter den Neuropterida.

Die eidonomisch zunächst aufreizend unscheinbaren Imagines – dass es sich dabei offensichtlich um einen habituellen Erfolgstyp handelt, wurde in Kapitel 4 bereits erwähnt (und wird in Kapitel 7.9 nochmals bestaunt) – haben indes bizarre männliche Genitalsegmente! Diese Genitalsegmente sind auch, wie erst anlässlich der Beschreibung von *Austroneurorthus horstaspoecki* ASPÖCK U., 2004, exerziert wurde, von biogeographischer Relevanz: Ein abgeleitetes Merkmal in den männlichen Genitalsegmenten (Fusionierung von Elementen der 10. Gonokoxiten mit dem 9. Sternit) bei *Nevrorthus* und *Austroneurorthus* ist einerseits als Parallelevolution schwer vorstellbar, andererseits als Synapomorphie biogeographisch konfliktreich (ASPÖCK U. 2004). Wie wurde Australien besiedelt? Die Fundpunkte von *Nipponeurorthus*-Arten auf den Japanischen Inseln und auf Taiwan reihen sich wie eine Perlenkette entlang der Küste Asiens – heute ohne Kontakt zum Festland. Betrachten wir jedoch die Inselkette als das, was sie ist, nämlich die Reste der ehemaligen Kontinentalküste Asiens, und erinnern wir uns an das Bernsteinvorkommen von Myanmar (Kapitel 3), scheint ein bescheidener Brückenschlag gelungen: die Hypothese einer präglazialen Besiedlung Australiens über SO-Asien und Malesia. Dass die oben genannte Synapomorphie dagegen spricht, macht die Sache zum Dauerbrenner.

Unabhängig vom „Gesamt-Welträtsel" der Nevrorthidae wirft auch die mediterrane Verbreitung (Abb. 76) ungelöste Fragen auf. Korsika und Sardinien (mit Vorkommen von *N. fallax*) sind im Miozän, vor etwa 28 Millionen Jahren, von Spanien weggedriftet. Sind Nevrorthidae auf dieser Arche mitgesegelt? Warum fehlen sie dann heute in Spanien? Wurden sie ausgelöscht oder sind sie nie dort gewesen? Wie erfolgte die Besiedlung der Balkan-Halbinsel durch *N. apatelios*? Die Funde im Baltischen Bernstein könnten ein Schlüssel dazu sein. Wurde Afrika von Europa aus besiedelt oder war es umgekehrt? …

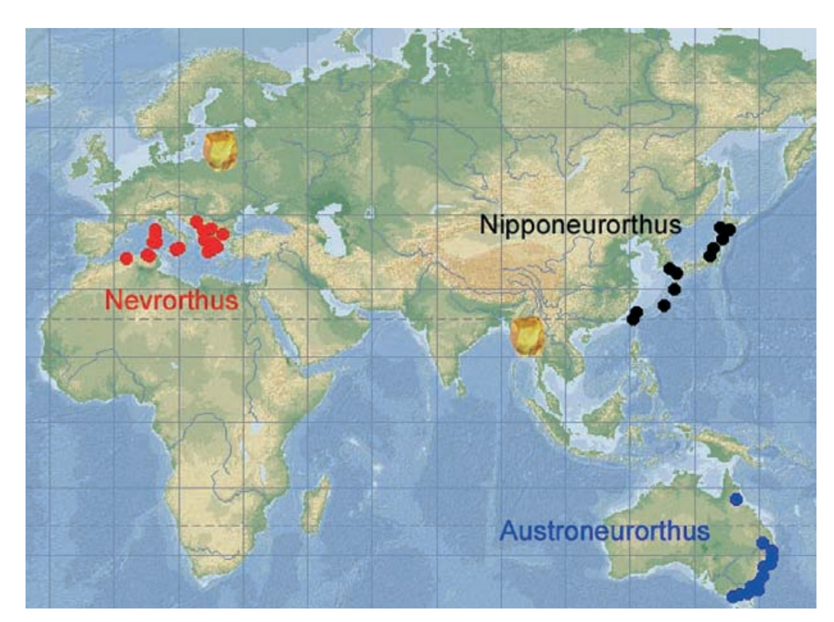


Abb. 75: Bernsteinfunde von Nevrorthidae im Baltischen Bernstein und im Bernstein von Myanmar, also in Gebieten, in denen Nevrorthidae heute fehlen, lösen zwar nicht das Rätsel der Genese der heutigen disjunkten Verbreitung, sind aber leuchtende Zeugen einer vergangenen Blüte.

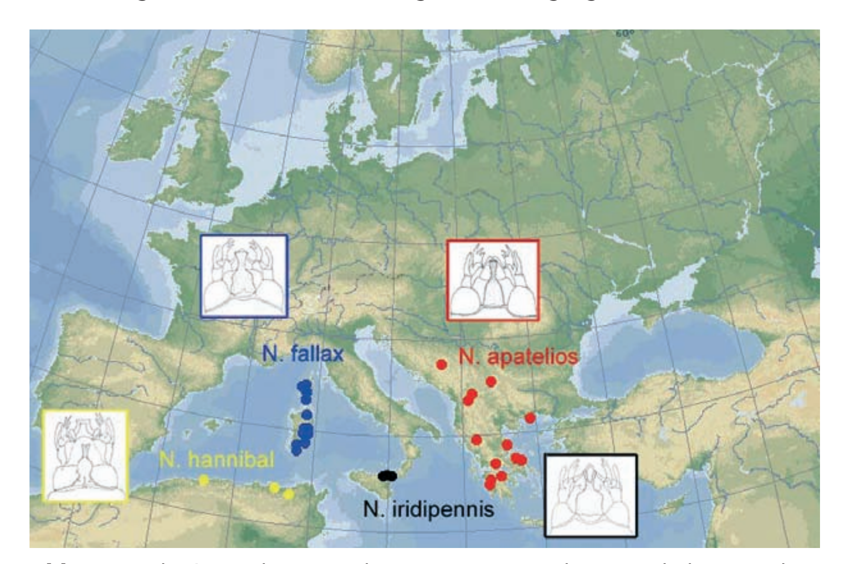


Abb. 76: Verbreitung der Arten der Gattung *Nevrorthus*: Rätsel über Rätsel! Ist *N. fallax* (RAMBUR, 1842) auf Korsika und Sardinien bei der Trennung dieser Inseln von Spanien vor etwa 28 Millionen Jahren mitgedriftet – woher sonst hätte er kommen sollen? – aber warum gibt es keine Spur von Nevrorthidae auf der Iberischen Halbinsel? Wie erfolgte die Besiedlung der Balkan-Halbinsel durch *N. apatelios*?

6.3. Ithonidae & Rapismatidae – Identität & Rätsel

Die himalayo-malaischen Rapismatidae gelten trotz ihrer Enttarnung als montane Ithonidae zu den geheimnisvollsten Rarissima der Neuropterologie. Die Larven sind bis heute unbekannt. Die erste Rapismatide wurde – fast schon triviales Neuropteren-Schicksal – in der Gattung *Hemerobius* beschrieben (WALKER 1853) und auch als *Rapisma* zunächst in der Familie Hemerobiidae belassen (MACLACHLAN 1866). COMSTOCK (1918) vermutete erstmals die Ithoniden-Natur von *Rapisma* auf der Basis des Flügelgeäders. Im Ping-Pong der Autoren wurde *Rapisma* mehrmals zwischen den Ithonidae und selbständigem Status hin und her geworfen, bis NAVÁS (1929) die Familie Rapismatidae begründete, die schließlich unter Einbeziehung der Genitalsegmente zunächst seriöse Bestätigung erfuhr (BARNARD & NEW 1986).

Ithonidae gelten mit 14 australischen Arten (in drei Gattungen) vorwiegend als australisches Phänomen. Die wegen ihrer Schwarmbildung („Phantom of the desert",

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

FAULKNER 1990) berühmt gewordene, in den Wüsten der südwestlichen USA vorkommende *Oliarces clara* BANKS, 1908, machte auch mit ihrer wurzelsaugenden Larve Furore (siehe Kapitel 7.2) und stellte bis in die jüngste Zeit das nearktische Kontingent der Ithonidae.

Die Entdeckung der zentralamerikanischen Art *Adamsiana curoei* PENNY, 1996, in Honduras durch PENNY (1996) erstaunte nicht nur durch ein flügelloses Weibchen dieser offensichtlich windangepassten Art, sondern vor allem durch Rapismatiden-Ithoniden-intermediäre Merkmale besonders der Genitalsegmente. Die schon länger zurückliegende „Befreiung" der mexikanischen *Narodona mexicana* NAVÁS, 1930, von den Osmylidae und ihre Zuordnung zu den Ithonidae durch ADAMS (1969) und deren offensichtliche Ähnlichkeit mit *Adamsiana* runden das Bild ab, ergeben jedoch noch immer kein rundes Bild. Die rezente Weltverbreitung der Ithonidae im heutigen Sinn umfasst das südliche Nordamerika, Zentralamerika, Himalaya-Regionen von Indien und Nepal, Thailand, Malaysia und Indonesien sowie die südlichen und südöstlichen Küstengebiete Australiens, mit vorgelagerten Inseln und einer Verbreitungszunge quer durch den Süden des Kontinents (Abb. 77).

Malesia (NEW 2003) und der Südosten Australiens repräsentieren ganz offensichtlich evolutive Zentren der Ithonidae, die Entdeckung weiterer zentralamerikanischer und südamerikanischer Arten prognostiziert PENNY (1996). Welche Wanderwege und / oder Vikarianzereignisse das heutige Verbreitungsmuster bewirkt haben könnten, wissen wir nicht. Bisher gibt es keine Fossilnachweise, die eine biogeographische Hypothese ermöglichen.

7. Paradephänomene der Neuropterida

7.1. Aquatische und terrestrische Larven – Präpotenz einer Lesrichtung und was Kryptonephrie damit zu tun hat

Kryptonephrie

Kryptonephrie ist der Kurzschluss Malpighischer Gefäße mit dem Enddarm. Malpighische Gefäße sind schlauchartige, komplex strukturierte Darmdivertikel (2 bis 200) von unterschiedlicher Länge (2 bis über 100 mm), die sich in der Leibeshöhle ausbreiten. Ihre Funktion reicht von Exkretion und Osmoregulation bis zur Produktion der Spinnseide bei den Larven der Neuroptera.

Kryptonephridialkomplexe haben zwei Funktionen: Sie kompensieren Wasserüberschuss bei Säftesaugern, oder sie kompensieren bei Trockenhabitaten den Wasserverlust über das Exkretionssystem: Kryptonephridien mancher Coleoptera, Lepidoptera, Hymenoptera, Neuroptera und Diptera.

Die vielfältige Lebensweise der Larven der Neuropterida ist in Tabelle 1 charakterisiert. Das Erfolgsrezept der larvalen Saugzange der Neuroptera hat diese Vielfalt noch erheblich potenziert (siehe auch folgendes Kapitel 7.2): Gekrümmte Saugzangen mit enormem Öffnungs-

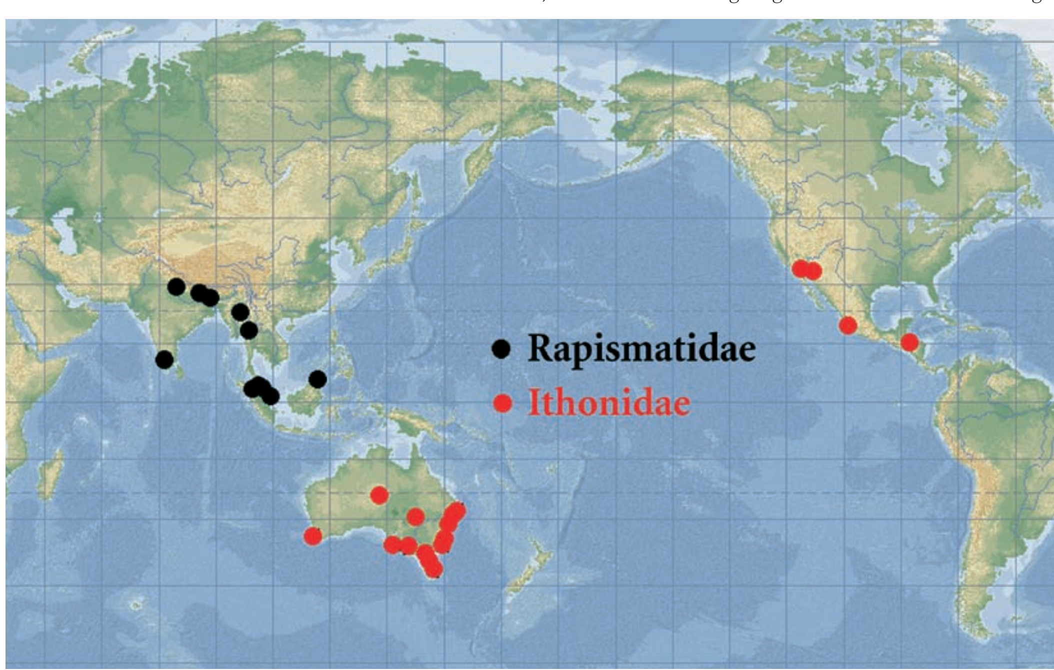


Abb. 77: Die himalayo-malaischen Rapismatidae gelten trotz ihrer Enttarnung als montane Ithonidae zu den geheimnisvollsten Rarissima der Neuropterologie, ihre Larven sind immer noch unbekannt. Ithonidae sind rezent am vitalsten mit 14 Arten in Australien vertreten. *Oliarces clara* BANKS, 1908, „Phantom of the desert" aus Nordamerika, kam wegen Schwarmbildung in die Medien, *Adamsiana curoei* PENNY, 1996, aus Honduras entpuppte sich als in vielen Merkmalen intermediär zwischen Rapismatidae und Ithonidae. Das Enigma dieser seltsamen reliktären „Doppelfamilie" bleibt unser Begleiter.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at



Abb. 78: Osmylidae: *Osmylus fulvicephalus* (Scopoli, 1763), Schweiz, Baselland, Dorenbach. Spitze Saugstilette zum Anstechen der Beute, mit vorgefertigter Bruchstelle zum Abwerfen vor der Verpuppung. Foto: Peter Duelli. Länge: 16 mm



Abb. 79: Sisyridae: *Sisyra nigra* (Retzius, 1783), Österreich. Die Larven der Schwammfliegen leben an/in Süßwasserschwämmen oder Bryozoen, mit ihren dünnen Saugnadeln stechen sie Gewebe an. Foto: Werner Weißmair. Länge: 7 mm

winkel zum Festhalten auch großer Beuteobjekte, extrem perfektioniert bei den Myrmeleontiformia (Abb. 80), spitze Stilette zum Anstechen sessiler Beute, nadelförmig bei den Sisyridae (Abb. 79), mit vorgefertigter Bruchstelle zum Abwerfen vor der Verpuppung bei den Osmylidae (Abb. 78). Vermutlich gemeinsamen Ursprungs sind die Stilette bei Coniopterygidae und des Dilariden-Cladus. Plumpe Zangen und engerlingartiger Habitus sind wahrscheinlich Anpassungen zum Wurzelsaugen bei Ithonidae und möglicherweise auch Polystoechotidae, … Im Folgenden geht es jedoch um die Streitfrage primär oder sekundär aquatischer Larven. Die aquatischen Larven der Megaloptera und – innerhalb der Ordnung Neuroptera – die aquatischen Larven der Nevrorthidae und der Sisyridae könnten je unabhängig – also dreimal – entstanden sein, oder aber nur zweimal, nämlich bei der Stammart der Megaloptera und einem gemeinsamen Vorfahren von Nevrorthidae



Abb. 80: Myrmeleontidae: *Synclisis baetica* (Rambur, 1842), Frankreich, Languedoc-Roussillon, St. Cyprien Plage. Gekrümmte Saugzangen mit enormem Öffnungswinkel zum Festhalten großer Beute. Foto: Heiko Bellmann. Länge: 20 mm

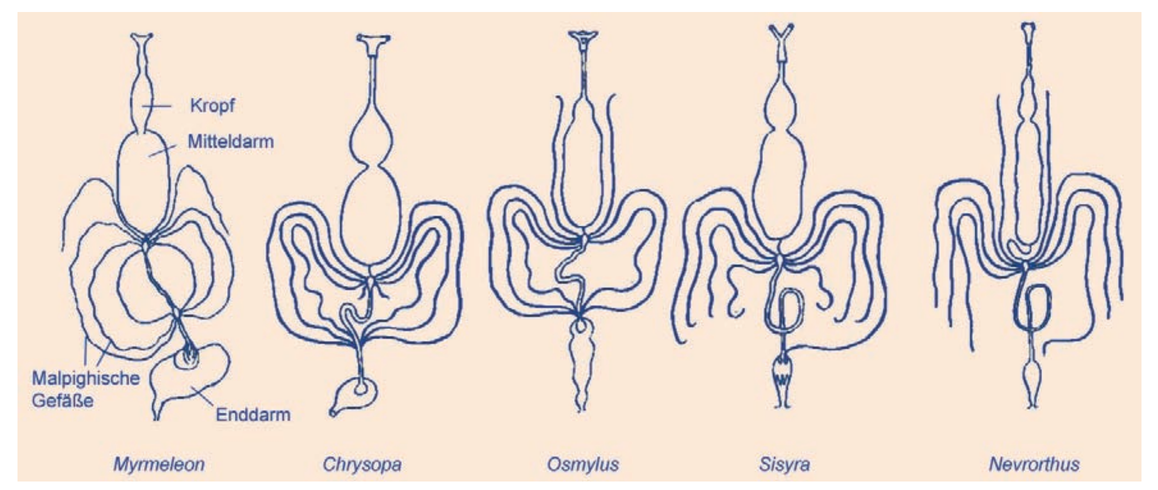


Abb. 81: Neuroptera: larvaler Verdauungstrakt. Nur bei der aquatischen Larve von *Nevrorthus* enden alle Malpighischen Schläuche frei. Bei der ebenfalls aquatischen Larve von *Sisyra* ist ein einziger Malpighischer Schlauch mit dem Enddarm verbunden. Bei den übrigen Gattungen, alle haben terrestrische Larven, sind mehrere Malpighische Schläuche mit dem Enddarm verbunden. Dieses als Kryptonephrie bezeichnete Phänomen dient der Wasserrückgewinnung und wird als Anpassung an sekundäres Landleben interpretiert. Die schwache Kryptonephrie der aquatischen Larve von *Sisyra* bleibt rätselhaft, sei es als Reminiszenz an ein terrestrisches Intermezzo oder als Anpassung an die parasitische Lebensweise in Süßwasserschwämmen. Verändert nach Gaumont (1976).

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

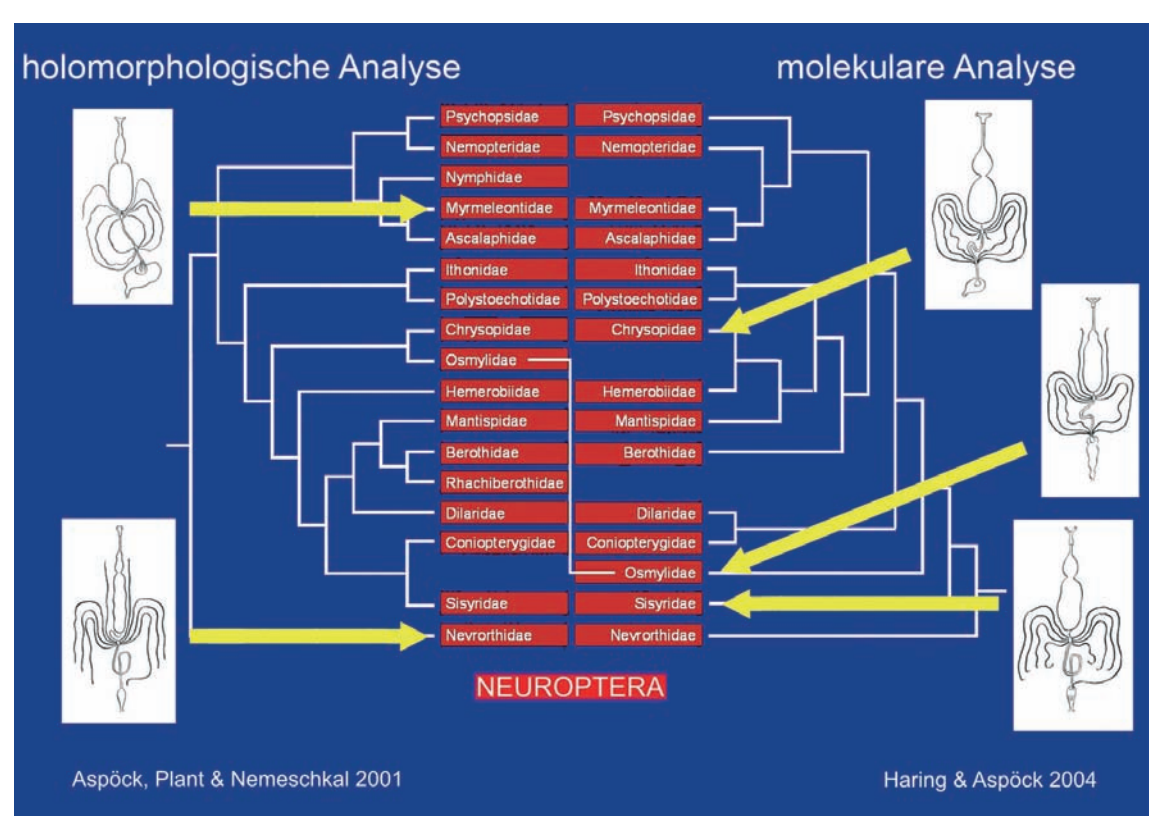


Abb. 82: Morphologischer und molekularer Stammbaum der Neuroptera. Kryptonephrie, das Phänomen der Verbindung Malpighischer Gefäße mit dem Enddarm, wird als Synapomorphie der Familien mit terrestrischen Larven interpretiert. Problematisch bleiben die Sisyridae mit einem rätselhaften kryptonephridischen Malpighischen Schlauch: Sie erscheinen in der morphologischen Analyse als sekundär aquatisch, in der molekularen Analyse als primär aquatisch.

und Sisyridae. Letzteres schließen wir jedoch aus, da Nevrorthidae und Sisyridae nicht näher miteinander verwandt sind. Vielmehr ist das zunächst am unwahrscheinlichsten klingende Szenario einer einmaligen Evolvierung aquatischer Larven einer gemeinsamen Stammart von Megaloptera + Neuroptera die von uns vertretene Hypothese. Damit verbunden ist die Annahme sekundär terrestrischer Lebensweise der übrigen Larven der Neuroptera. Gewichtigstes Argument ist die bei terrestrischen Larven beobachtete Kryptonephrie (Abb. 81), also der Kurzschluss Malpighischer Gefäße mit dem Enddarm – offensichtlich eine Anpassung an den mit dem Landleben neu zu bewältigenden Wasserhaushalt (Abb. 82). Bei den primär terrestrischen Larven der Raphidioptera wurde keine Kryptonephrie nachgewiesen. Vom Standpunkt der Parsimonie, also der sparsamsten evolutiven Lösung, ist einmalige Anpassung an aquatische Lebensweise und einmalige sekundäre Wiederanpassung an terrestrische Lebensweise zumindest nicht aufwändiger als unabhängige Anpassungen an aquatische Lebensweise der drei betroffenen Taxa. Die Tracheenkiemen der Megaloptera werden für das Leben in stehenden Gewässern benötigt. Sisyridae haben erst ab dem zweiten Larvenstadium Tracheenkiemen, Nevrorthidae können sich in sauberen Bergbächen Hautatmung leisten. Tracheenkiemen werden als Reminiszenz ursprünglicher Extremitäten interpretiert und sind bei Megaloptera und Sisyridae offensichtlich unabhängig reexprimiert worden. Die aquatischen Larven der Nevrorthidae haben keine Kryptonephrie, ihre Malpighischen Gefäße enden frei. Bei den aquatischen Larven der Sisyridae ist ein einzelnes Malpighisches Gefäß kryptonephridisch mit dem Enddarm verbunden – ein Schönheitsfehler der Hypothese? Oder eine Reminiszenz an ein terrestrisches Intermezzo? Oder eine Anpassung an die parasitische Lebensweise in Süßwasserschwämmen? – Wir wissen es nicht. Bei GAUMONT (1976), der wir die gründlichste Darstellung der Kryptonephrie bei Neuroptera verdanken, wird in umgekehrter Lesrichtung interpretiert: Die Kryptonephrie der im feuchten Moos lebenden Larven der Osmylidae gilt als erster Übergang zur aquatischen Lebensweise, Sisyridae demonstrieren den Übergang mit ganz schwacher Kryptonephrie, Nevrorthidae haben die Kryptonephrie sekundär völlig aufgegeben. Diese Hypothese ist im Kontext unserer phylogenetischen Hypothesen nicht plausibel.

7.2. Zur Evolution der larvalen Saugzangen der Neuroptera

Die Larven der Raphidioptera (Abb. 85) und Megaloptera (Abb. 86, 87) haben kauende Mundwerkzeuge, die Larven der Neuroptera (Abb. 88-106) sind mit komplexen Saugzangen bzw. Saugstiletten ausgerüstet. Diese, bei den einzelnen Familien sehr unterschiedlich modellierten, jedoch nach einem einheitlichen Prinzip gebauten Mundwerkzeuge (Farbskala homologer Sklerite larvaler Mundwerkzeuge der Neuropterida siehe

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 84) sind die spektakulärste Synapomorphie der Ordnung. Die miteinander verfalzten Mandibeln und Maxillen jeder Seite bilden zwei Saugrohre, durch die der extraintestinal vorverdaute Nahrungsbrei eingesaugt wird. Der das Verdauungssekret führende Giftkanal verläuft in der Maxille (Abb. 83). Bisher sind keine Übergangsformen zur Entstehung dieser Saugzangen bekannt. Auch gibt es über die maxillären Elemente dieser Saugzangen divergente Meinungen. Jedenfalls sind basale Teile der Maxille (Cardo und Stipes versus zweigeteilte Cardo) in die Kopfkapsel versenkt worden, der Sklerit-Partner der Mandibel wird üblicherweise als Lacinia, von uns jedoch als Stipes interpretiert. Der Maxillarpalpus ist obliteriert. Wir vertreten die Hypothese einer Mandibel-Stipes Saugzange. Ein Vergleich mit den larvalen Maxillen der Megaloptera macht dies plausibel: Eine vereinzelt eingeschnürt (also zweiteilig) erscheinende, in die Kopfkapsel versenkte Cardo und ein verlängerter Stipes und verkürzte Maxillarpalpen zeigen einen möglichen evolutiven Weg zur Entstehung der Saugzange. Die urtümliche Maxille der Raphidioptera ist mit einem unverkürzten Palpus ausgestattet und liegt terminal. Versenkung der Cardines in die Kopfkapsel und Verlängerung der Stipites werden als evolutive Voraussetzung zur Bildung einer Saugzange betrachtet. Als von einem gemeinsamen Vorfahren herrührende Synapomorphie der Megaloptera und Neuroptera liefern sie zudem Argumente zur Hypothese eines Schwestergruppenverhältnisses dieser beiden Ordnungen.

Gekrümmte Saugzangen (z. B. Abb. 105) zum Festhalten von Beute werden als urtümlich interpretiert, gerade Saugstilette sind offensichtlich mehrmals unabhängig im Zusammenhang mit Spezialisierung auf sessile Beute entstanden, so z. B. die Saugnadeln der Sisyridae (Abb. 89), die an Süßwasserschwämmen oder Bryozoen leben. Die Stilette der Osmylidae (Abb. 90) sind durch eine präformierte Bruchlinie charakterisiert, die Spitzen der Stilette können so vor der Verpuppung abgeworfen werden. Die Stilette der Coniopterygidae (Abb. 91, 92), Dilaridae (Abb. 93), Mantispidae (Abb. 94), Berothidae (Abb. 95) und Rhachiberothidae (Abb. 96) werden als Synapomorphie interpretiert. Als Beute der Coniopterygidae sind vorwiegend Milben bekannt, sehr wenig weiß man über Dilaridae, die vermutlich in totem Holz weichhäutige Insekten anstechen. Über die Strategien der Familien des Mantispiden-Cladus wird in Zusammenhang mit der Hypermetamorphose berichtet.

Die Larven der Chrysopidae (Abb. 97) und Hemerobiidae mit ihren gekrümmten Saugzangen sind die Prototypen der in der Schädlingsbekämpfung eingesetzen Neuroptera (zur Problematik des *Chrysoperla carnea*-Komplexes siehe Kapitel 7.6). Das Bild einer gierig-und-dennoch-ästhetisch-blattlaussaugenden Larve gehört jedenfalls ins Werbe-Repertoir dieser angewandten Facette.

Die engerlingartigen Larven der Polystoechotidae (Abb. 99) und Ithonidae (Abb. 98) haben hochgewölbte Köpfe mit kurzen, eher stumpfen Saugzangen. Die Hypothese der Phytophagie dieser Larven, die als Synapomorphie interpretiert wird, geht auf eine Beobachtung FAULKNERs (1990) zurück, der die Larven von *Oliarces clara* BANKS, 1908 (Ithonidae) an den Wurzeln von *Larrea tridentata* (Zygophyllaceae) fand.

Die wahrhaft größten, spektakulärsten und berühmtesten Saugzangen sind die der Myrmeleontiformia, also der Psychopsidae (Abb. 100), Nemopteridae (Abb. 101, 102), Nymphidae (Abb. 103, 104), Myrmeleontidae (Abb. 105) und Ascalaphidae (Abb. 106). Prominentester Vertreter sind die auch bei uns heimischen trichterbauenden Ameisenlöwen. Die Saugzangen können furchterregend bezahnt sein, ihre Gelenkung im Kopf kann ein Aufklappen bis zu 180° ermöglichen, die Muskelpakete für diese ungeheuerlichen Instrumente liegen in einer entsprechend kompakten Kopfkapsel. Dass sich in manchen Gebieten Afrikas junge Mädchen von Ameisenlöwen in die Brüste zwicken lassen und durch das ausgeschiedene Gift eine Schwellung erwirken, ist keinesfalls Legende, sondern eine wahre Geschichte aus der Ethnomedizin (KUTALEK & PRINZ 2004).

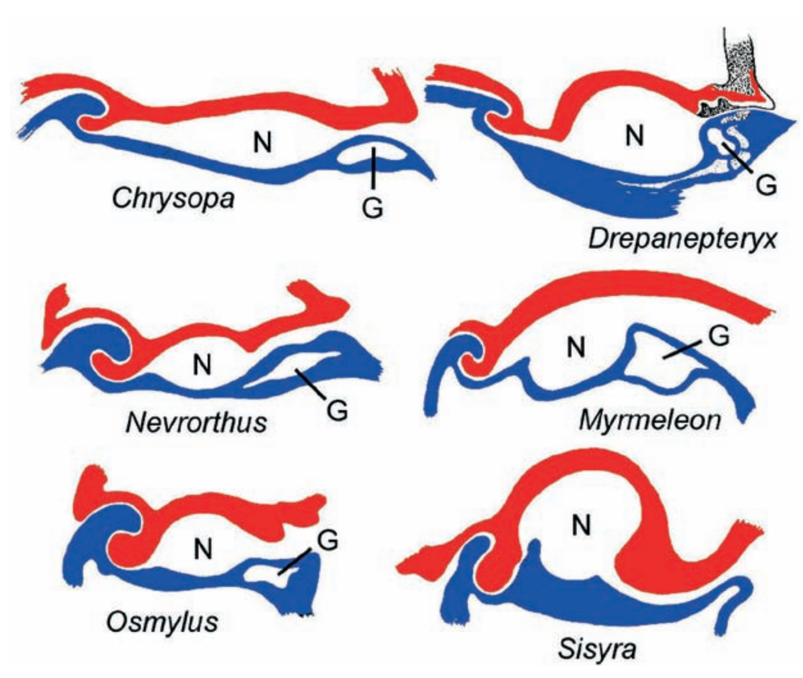


Abb. 83: Querschnitt durch larvale Saugzangen von Neuroptera. Die miteinander verfalzten Sklerite von Mandibel (rot) und Maxille (blau) bilden den Nahrungskanal (N), der Giftkanal (G) verläuft innerhalb der Maxille. Verändert nach GAUMONT (1976).

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

- Mandibel
- Cardo
- Stipes
- Maxillarpalpus
- Postlabium
- Praelabium
- Labialpalpus
- Gula

Abb. 84: Farbskala homologer Sklerite der Mundwerkzeuge der Neuropterida in den Abbildungen 85-106.

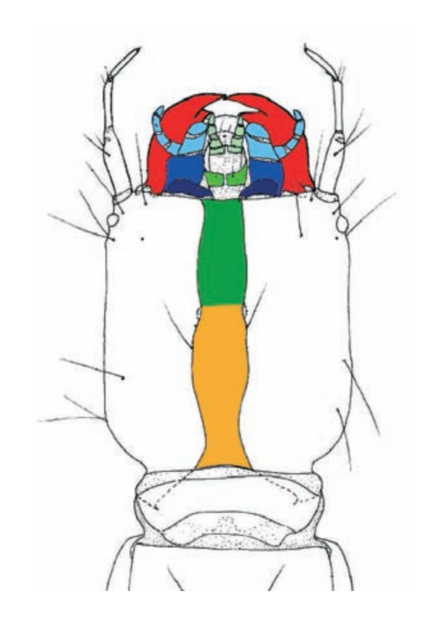


Abb. 85: Inocelliidae: *Parainocellia* (*Parainocellia*) *ressli* (ASPÖCK H. & U. ASPÖCK, 1965), Türkei, Prov. Muğla, E Muğla. Larve, Kopfkapsel, ventral, mit breiter Gula und terminalen Mundwerkzeugen. Verändert nach ASPÖCK H. et al. (1991).

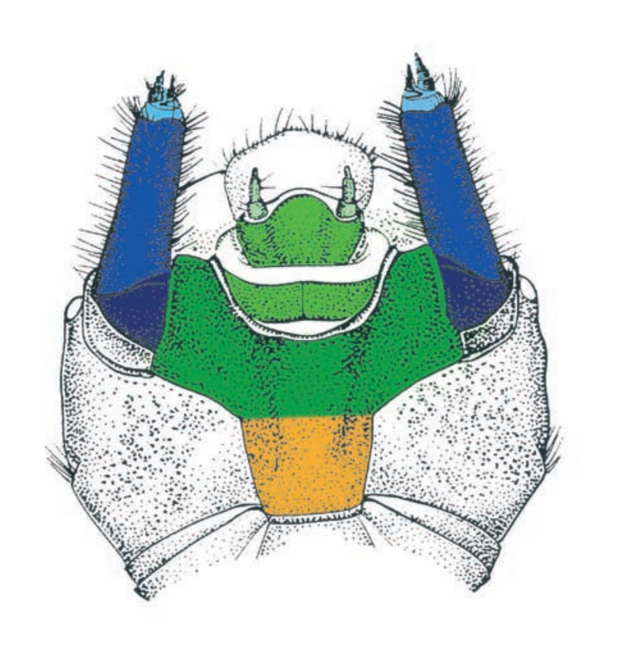


Abb. 86: Corydalidae: *Archichauliodes* (*Riekochauliodes*) ?*polypastus* RIEK, 1954, Australien. Larve, Kopfkapsel, ventral, mit breiter Gula. Cardines und Postmentum sind in die Kopfkapsel versenkt, die Stipites sind verlängert, die Maxillarpalpen sind reduziert. Verändert nach THEISCHINGER (1999).

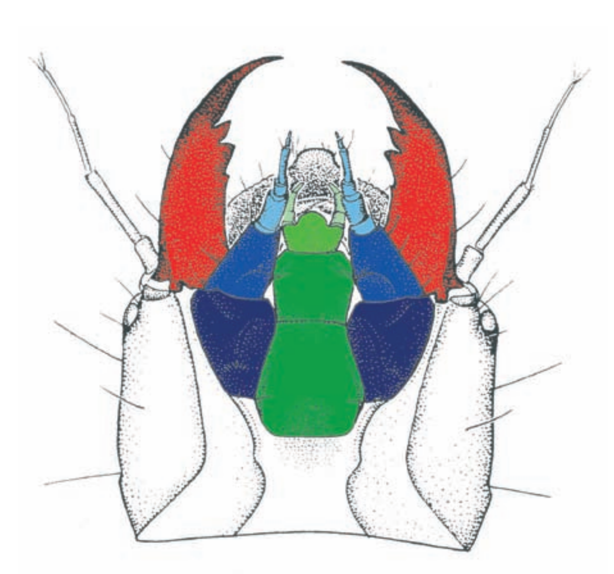


Abb. 87: Sialidae: ?*Stenosialis* sp., Australien. Larve, Kopfkapsel und Mundwerkzeuge, ventral. Cardines und Postmentum sind in die Kopfkapsel versenkt, die Stipites sind verlängert, die Maxillarpalpen sind reduziert. Verändert nach THEISCHINGER (1999).

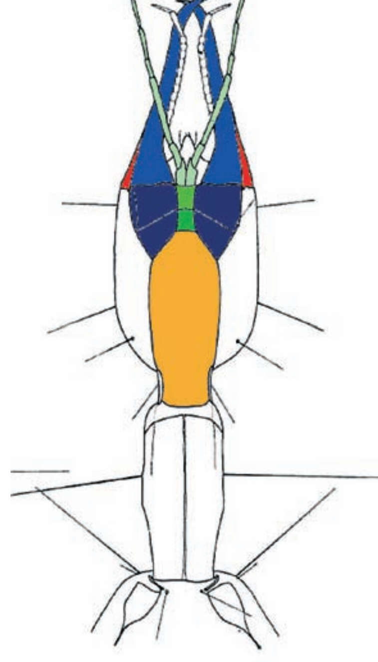
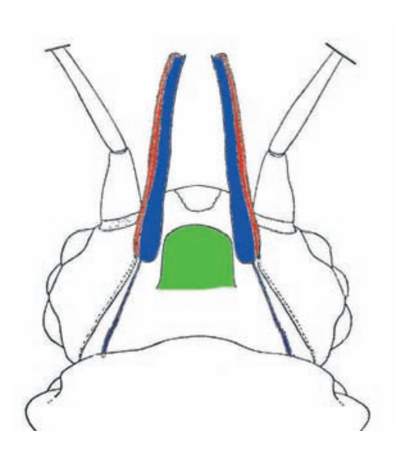


Abb. 88 : Nevrorthidae: *Nevrorthus fallax* (RAMBUR, 1842), Verbreitung: Sardinien und Korsika. Larve, Kopf und Saugzangen, ventral. Die kompakte, flache Kopfkapsel ist mit einer riesigen Gula ausgestattet und gilt als archaisch innerhalb der Neuroptera. Kopf und Pronotum sind durch ein spezielles Rollgelenk verbunden, das elegante Schleuder-Bewegungen ermöglicht. Verändert nach ZWICK (1967).

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at



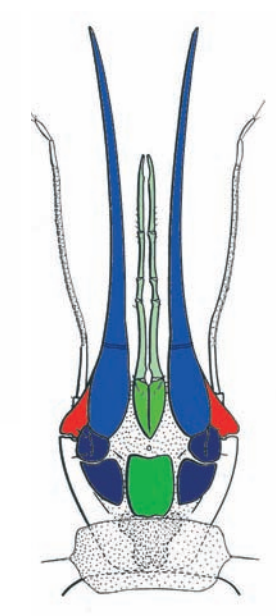


Abb. 90: Osmylidae: *Osmylus fulvicephalus* (SCOPOLI, 1763), Deutschland, Baden-Württemberg, Goldersbach. Larve, Kopf und Saugstilette, ventral. Die Saugstilette sind zum Anstechen eher unbeweglicher Beute im feuchten Moos hervorragend geeignet, vor der Verpuppung werden sie an vorgeprägter Bruchstelle abgeworfen. „Maxillenkopf" mit bogenförmigen Cardines. Verändert nach WUNDT (1961).

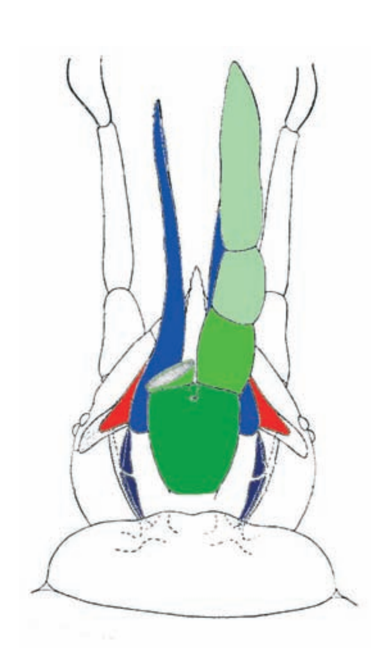
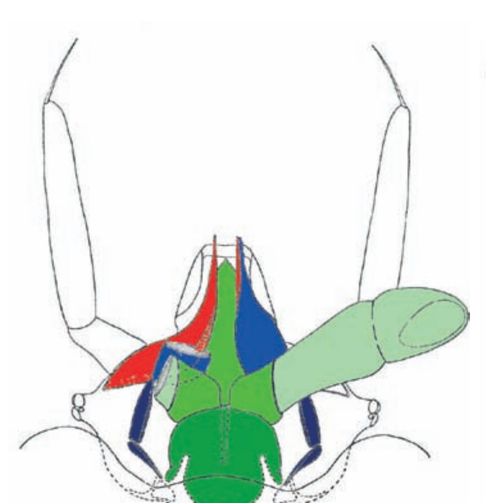
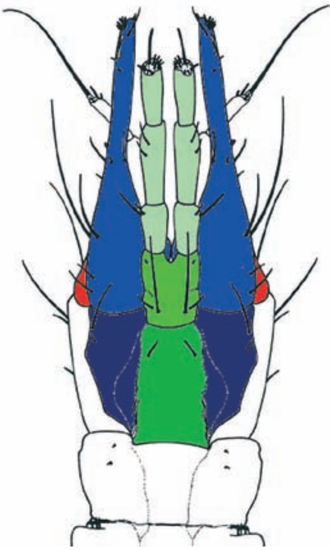


Abb. 89: Sisyridae: *Sisyra vicaria* (WALKER, 1853). Larve, Kopf und Saugstilette, ventral. Die dünnen Saugnadeln der Sisyridae sind dem parasitischen Leben an Süßwasser-schwämmen und Bryozoen angepasst; „Maxillenkopf", die Cardines sind zu Skleritspangen reduziert. Verändert nach MACLEOD (1964).

Abb. 91: Coniopterygidae: *Helicoconis* (*Helicoconis*) ?*lutea* (WALLENGREN, 1871). Larve, Kopf und Saugstilette, ventral. „Maxillenkopf" mit schmalen Cardines. Verändert nach MACLEOD (1964).





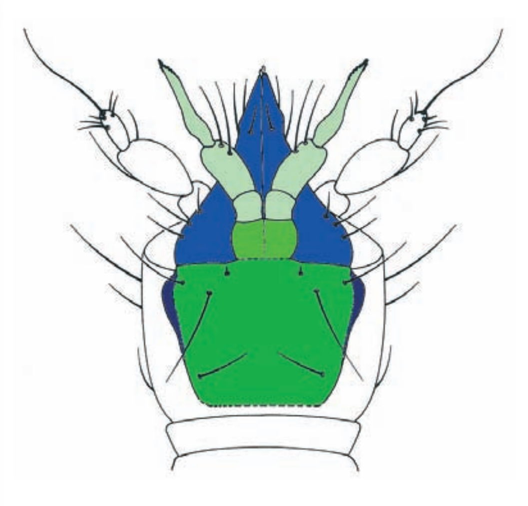


Abb. 92: Coniopterygidae: *Semidalis vicina* (HAGEN, 1861) . Larve, Kopf und Saugstilette, ventral, „Maxillenkopf" mit schmalen Cardines. Verändert nach MACLEOD (1964).

Abb. 93: Dilaridae: *Nallachius krooni* MINTER, 1986. Südafrika, Transvaal, Wylliespoort. Larve (L1), Kopf und Saugstilette, ventral, „Maxillenkopf" mit breiten, parallel laufenden Cardines. Verändert nach MINTER (1992).

Abb. 94: Mantispidae: *Mantispa capeneri* HANDSCHIN, 1959. Südafrika, Transvaal, Pietersburg, Sand River. Larve (L1), Kopf und Saugstilette, ventral, „Maxillenkopf" mit großem Postlabium und reduzierten Cardines. Verändert nach MINTER (1990).

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

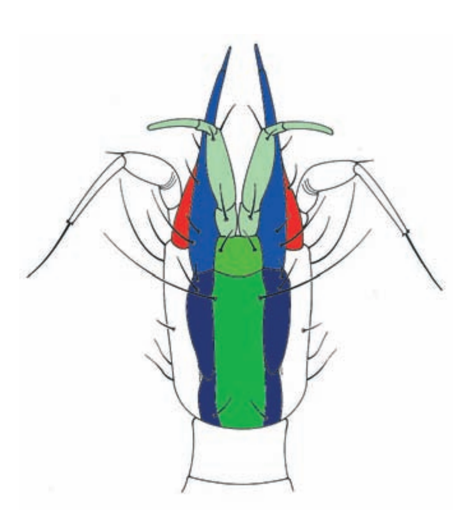


Abb. 95: Berothidae: *Podallea* sp., Südafrika, Transvaal, Pretoria, Soutpan. Larve (L1), Kopf und Saugstilette, ventral, „Maxillenkopf" mit langem Postlabium und eher schmalen, parallel laufenden Cardines. Verändert nach MINTER (1990).

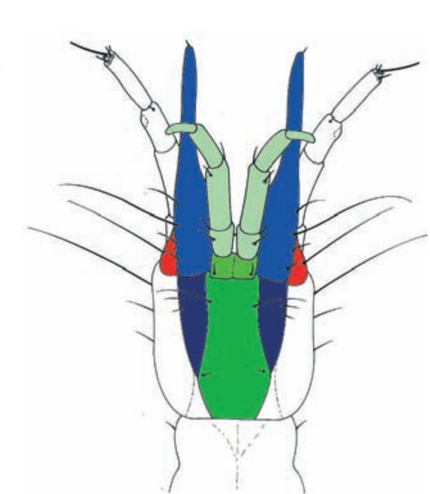


Abb. 96: Rhachiberothidae: *Mucroberotha vesicaria* TJEDER, 1968. Südafrika, Transvaal, Zebediela Nature Reserve. Larve (L1), Kopf und Saugstilette, ventral, „Maxillenkopf" mit langem Postlabium und eher schmalen, parallel laufenden Cardines. Verändert nach MINTER (1990).



Abb. 97: Chrysopidae: *Chrysopa pallens* (RAMBUR, 1838). Larve (L3), Kopf und Saugzangen, ventral, „Maxillenkopf" mit schwach gebogenen Cardines. Verändert nach TSUKAGUCHI 1978, aus NEW (1989).

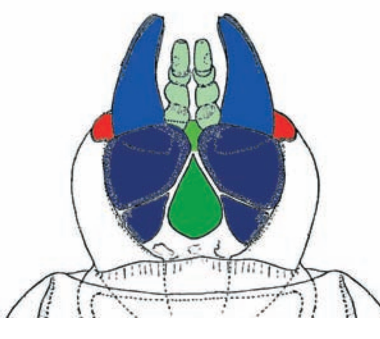


Abb. 98: Ithonidae: *Ithone fusca* NEWMAN, 1838. Larve, Kopf und Saugzangen, stark gewölbter „Maxillenkopf" mit breiten, gebogenen Cardines. Dass die engerlingartigen Larven der Ithonidae Wurzelsauger sind, ist eine Hypothese, die auf FAULKNER (1990) zurückgeht, der Larven von *Oliarces clara* BANKS, 1908, an den Wurzeln von *Larrea tridentata* (Zygophyllaceae) beobachten konnte. Verändert nach MACLEOD (1964).

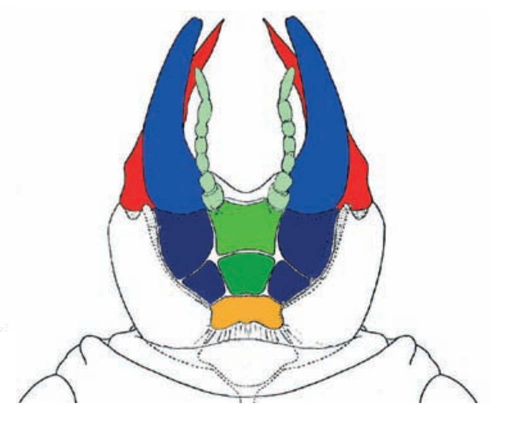


Abb. 99: Polystoechotidae: *Polystoechotes punctata* (FABRICIUS, 1793). Larve, Kopf und Saugzangen, ventral, stark gewölbter „Maxillenkopf" mit breiten, gebogenen Cardines und reduzierter Gula. Der engerlingartige Habitus dieser Larve hat zur Hypothese geführt, dass nicht nur Ithonidae, sondern auch Polystoechothidae Wurzelsauger sein könnten. Verändert nach MACLEOD (1964).

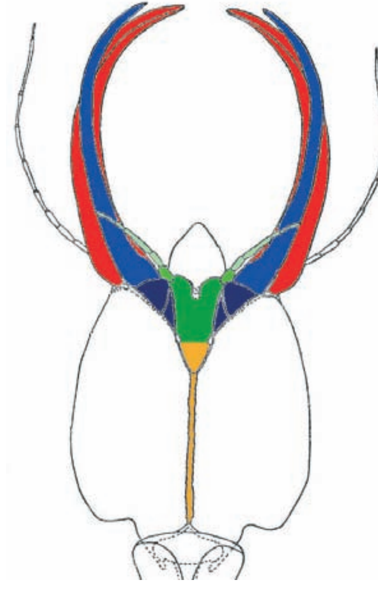


Abb. 100: Psychopsidae: *Psychopsis elegans* (GUÉRIN-MÉNEVILLE, 1844). Larve, kompakte Kopfkapsel und Saugzangen, ventral. Die Gula ist stark reduziert, die Cardines sind nach vorne verlagert. Verändert nach MACLEOD (1964).

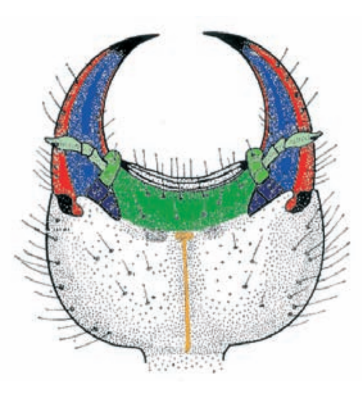


Abb. 101: Nemopteridae, Nemopterinae: *Derhynchia vansoni* TJEDER, 1967, Südafrika, Kalahari Gemsbok National Park, bei Nossob Camp. Larve, kompakte Kopfkapsel und Saugzangen, ventral, das Praelabium präsentiert sich – wie bei allen Myrmeleontiformia – als Antennenglied. Verändert nach MANSELL (1973).

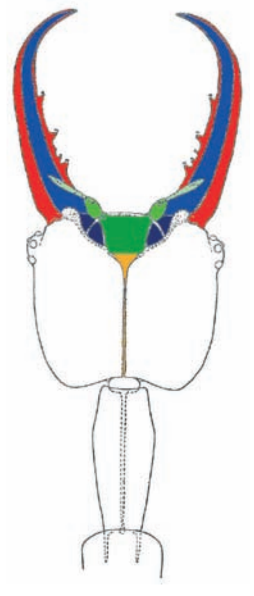


Abb. 102: Nemopteridae, Crocinae: ?*Croce* sp. Larve, kompakte Kopfkapsel und Saugzangen, ventral. Die verlängerte Cervikalregion erhöht den Bewegungsradius des Kopfes. Verändert nach MACLEOD (1964).

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

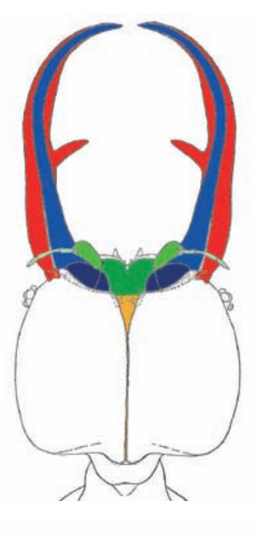


Abb. 103: Nymphidae: *Nymphes myrmeleonoides* LEACH, 1814. Larve, kompakte Kopfkapsel und bezahnte Saugzangen. Die Imagines der Familie Nymphidae imponieren durch zwei sehr unterschiedliche, andere Familien vortäuschende Habitustypen, die Larven bringen es an den Tag! Verändert nach MACLEOD (1964).

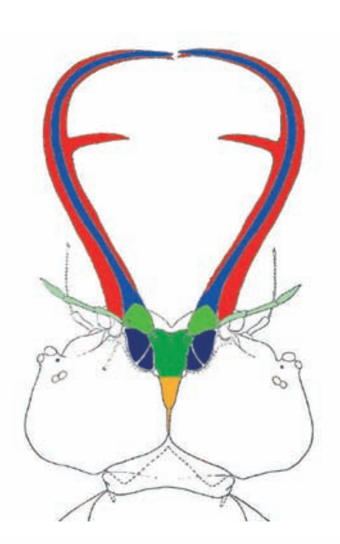


Abb. 104: Nymphidae: *Osmylops* sp. (?) Larve, kompakte Kopfkapsel und bezahnte Saugzangen. Die Imagines der Familie Nymphidae imponieren durch zwei sehr unterschiedliche, andere Familien vortäuschende Habitustypen, die Larven bringen es an den Tag! Verändert nach MACLEOD (1964).

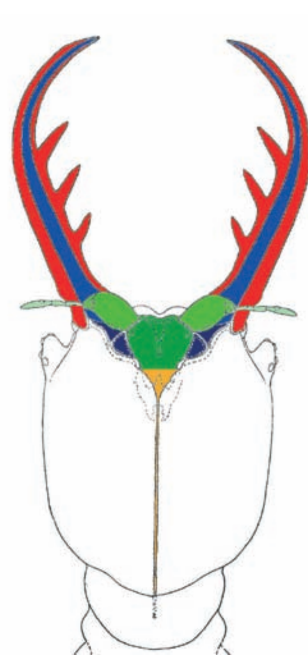




Abb. 106: Ascalaphidae: *Ululodes quadripunctatus* (BURMEISTER, 1839). Larve, kompakte, basal extrem erweiterte Kopfkapsel und weit auseinandergespreizte bezahnte Saugzangen. Verändert nach MACLEOD (1964).

Abb. 105: Myrmeleontidae: *Dendroleon obsoletus* (SAY, 1839). Larve, kompakte Kopfkapsel und bezahnte Saugzangen. Verändert nach MACLEOD (1964).

7.3. Hypermetamorphose

Hypermetamorphose (synonym mit Heteromorphose verwendet) bleibt ein aufregender Terminus mit schwankender Bedeutung. In den angeführten Beispielen (Kasten auf Seite 490) kommen Neuroptera nicht vor, obwohl der geniale Wiener Entomologe Friedrich Moritz BRAUER (1832-1904) (Abb. 107), der Entdecker des komplizierten Entwicklungszyklus von *Mantispa* (1869), schon vor fast 150 Jahren den Terminus „Hypermetamorphose Fabre's" einführte, den dieser Jean-Henri FABRE (1823-1915) für die Metamorphose von Meloidae kreiert hatte.

Die Hypermetamorphose der Mantispidae (Abb. 108, 110) ist jedenfalls durch morphologische, physiologische, ökologische und ethologische Abweichungen von der für Neuroptera typischen Entwicklung über drei einander durchaus ähnliche Larvenstadien charakterisiert. Die beweglichen und noch unauffällig typischen Erstlarven von *Mantispa styriaca* (PODA, 1761) dringen in den fertigen Eisack von Spinnen, Lycosiden oder Salticiden, ein (BRAUER 1869) oder sie überwintern – wie z. B. *Mantispa perla* (PALLAS, 1772) – auf der Spinne und besiedeln den Eisack erst im Frühjahr (LUCCHESE 1956). Dieses Verhalten ist auch von nearktischen Mantispinae bekannt, sie werden „spider boarders" (Abb. 109) genannt (REDBORG & MAC LEOD 1983). Die Zweitlarve ist madenförmig und stummelbeinig und nimmt keine Nahrung mehr auf. Auch das dritte Larvenstadium ist skarabeiform. Die Verpuppung erfolgt im Spinnen-Eisack, in einem von der Larve gesponnenen Kokon. Die aus dem Kokon und Eisack ausgebrochene Puppe ist sehr beweglich und kriecht, bevor sie sich zur Imago häutet, noch emsig umher. Lange Zeit wurde angenommen, dass in den Eikokons in völlig unausgewogenem Räubertum zumeist die gesamte Spinnenbrut vernichtet wird. Der große österreichische Zoologe Fritz SCHREMMER (1914-1990) konnte allerdings 1983 in einer klassi-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Hypermetamorphose: alle diejenigen Formen der holometabolen Metamorphose, bei welchen die Junglarve eine andere Form hat als die ihr folgenden Larvenstadien, wie. z. B. Triungulinus der Meloidae, Planidium-Larve gewisser Chalcididae, cyclopoide Larve gewisser Proctotrupidae usw. (KÉLER 1963).

Hypermetabola: Insekten mit vollkommener Verwandlung, bei denen Larvenformen von sehr verschiedener Gestalt und Lebensweise auftreten, die jedoch dabei, in der Regel als vorletztes Stadium, eine Ruhelarve als „Scheinpuppe" haben; Hypermetamorphose (JACOBS & RENNER 1988).

… Insekten, die eine größere Anzahl von Stadien durchlaufen, als zu erwarten ist, mit überzähligen Stadien zwischen der reifen Larve und der Imago … (nach GORDH & HEADRICK 2000).

schen Studie zeigen, dass in den größeren Eikokons großer Spinnen zahlreiche Jungspinnen und auch mehr als nur eine Mantispiden-Larve zur Entwicklung kommen können. Die Larven der nearktischen Unterfamilie Symphrasinae (Südamerika und südliches Nordamerika) parasitieren hingegen vorwiegend in Nestern von sozialen Hymenopteren, auch in diesem Fall sind das zweite und dritte Larvenstadium nur mit Stummelbeinen und verkümmerten Mundwerkzeugen ausgestattet.

Auch von der verwandten Familie Berothidae ist das Phänomen der Hypermetamorphose bekannt, bisher gelang der Nachweis allerdings nur bei Arten der amerikanischen Gattung *Lomamyia*. *L. latipennis* CARPENTER, 1940, wurde erfolgreich mit der Termiten-Art *Zootermopsis angusticollis* (HAGEN, 1858) gezüchtet (TAUBER C.A. & M.J. TAUBER 1968). In der Folge gelang BRUSHWEIN (1987a, b) die Zucht zweier weiterer Arten, *L. longicollis* (WALKER, 1853), sowie *L. hamata* (WALKER, 1853). Das erste Larvenstadium ist – wie bei Mantispidae – sehr beweglich und im Übrigen unauffällig, wäre



Abb. 107: Friedrich Moritz Brauer, 1832 (Wien) – 1904 (Wien). Schon als Gymnasiast publizierte er eine bedeutende Arbeit über die Chrysopiden Österreichs und erforschte die präimaginalen Stadien der Neuropteren. Als 20-Jähriger erkannte er die durch die Saugzangen der Larven begründete Monophylie der Neuroptera. Nach seiner (bedingt durch seine entomologischen Studien verspätet abgelegten) Matura studierte F. M. Brauer an der Universität Wien Medizin (der damals übliche Weg für angehende Zoologen) und widmete sich fortan intensiv der Entomologie, wobei er nicht nur auf dem Gebiet der Neuropterologie, sondern auch auf dem der Dipterologie sowie der Insekten-Systematik insgesamt Bahnbrechendes geleistet hat. Dem Naturhistorischen Museum (damals Hofmuseum) war er seit seiner frühesten Jugend verbunden, 1861 trat er als Wissenschaftler in das Museum ein, 1898 übernahm er die Leitung der Zoologischen Abteilung. Daneben habilitierte er sich (1872) an der Universität Wien für Zoologie, zwei Jahre später wurde er Universitätsprofessor. Er hielt Vorlesungen über Entomologie und Tiergeographie an der Universität Wien und über Zoologie an der Hochschule für Bodenkultur. Friedrich Brauer gilt mit Recht als einer der bedeutendsten Entomologen des 19. Jahrhunderts und als einer der großen österreichischen Zoologen (Biographie: HANDLIRSCH 1905). Bild rechts unten aus HANDLIRSCH (1905), die übrigen aus dem Foto:archiv des Deutschen Entomologischen Instituts, Müncheberg.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

da nicht die sensationelle Geschichte mit den paralysierten Termiten. Berothiden-Larven werden zunächst von – fast ist man geneigt zu sagen: freundlichen – Termiten der subterranen Art *Reticulitermes flavipes* (KOLLAR, 1837) akzeptiert und eingelassen! Durch Abgabe eines Allomons, das von den Berothiden mit schwingenden Bewegungen des Abdomens versprüht wird, betäuben sie jedenfalls die Termiten – eine Strategie, die JOHNSON & HAGEN (1981) entdeckt haben. Erstes und drittes Larven-Stadium sind kampodeiform, sehr beweglich und ernähren sich (zumindest im Experiment) von Termiten. Das zweite Stadium ist skarabeiform, sesshaft und nimmt keine Nahrung auf.

Schließlich wurde auch die verwandte Familie Rhachiberothidae der Termitophilie verdächtigt, da auch in ihrem Fall die Zucht nur mit Termiten gelang – allerdings bisher noch nicht in einem vollständigen Zyklus.

Die geschilderte Hypermetamorphose wurde als Synapomorphie der drei genannten Familien interpretiert (ASPÖCK U. et al. 2001). Streng genommen, geht es natürlich „nur“ um das gemeinsame skarabeiforme zweite Larvenstadium, bzw. um den zugrunde liegenden „Hypermetamorphose-Gen-Komplex“ eines gemeinsamen Vorfahren. Die jeweils divergenten Strategien mit Spinnen, Wespen und Termiten sind wohl viel jüngeren Datums. Von den Dilaridae – der Schwestergruppe der Mantispidae + (Berothidae + Rhachiberothidae) – ist keine Hypermetamorphose bekannt.

Eine ganz andere Frage ist (MINELLI et al. 2006), ob die Erfindung der Holometabolie (= Endopterygotie) von einer Zunahme präimaginaler Stadien begeleitet war (siehe unterste Definition der Hypermetamorphose im Kasten), wie dies z. B. von Raphidioptera (10-15)



Abb. 108: Mantispidae: *Mantispa styriaca* (PODA, 1761), Niederösterreich, Umgebung Wien. Legendentext aus dem Original: „Fig. 1. Neugeborne Larve. Fig. 2. Einwanderung derselben in den Spinneneisack. Fig. 3. Vollgesogene Larve vor der ersten Häutung. Fig. 4. Erwachsene Larve der *Mantispa styriaca*. Fig. 4. a. dieselbe von der Rückseite. Fig. 4. b. und c. Kopf derselben, Z. Saugzangen (Ober- und Unterkiefer in Verbindung) F. Fühler, T. Taster. Fig. 5. Entwicklung der Nymphe in der Larvenhaut vor der letzten Häutung der Larve. Augen derselben durchscheinend.“ Aus BRAUER (1869).

und Megaloptera (10-12) bekannt ist, innerhalb der Neuroptera von Dilaridae (bis zu 12) und Ithonidae(5-9), allerdings unter Laborbedingungen (NEW 1986). Um den Terminus Hypermetamorphose nicht zu verwässern, sollte er auf das Phänomen der abweichenden

The Mantispid

One night I spied a mantis-fly
Midst leaves upon a tree.
The mantis-fly to me did cry
„Why spiest thou on me?“
So thus I did to her reply:
„Art thou Mantispidae?“
„I am“ she said, „for I have fed
„When young on spider’s eggs,
„But now, instead, for daily bread,
„Gnats catch I with my legs -
„My claws embedded `til they’re dead -
With mantid spine-like pegs.“
So I was right on yester night
She was a mantid-fly -
Mantispid slight, mantispid wight,
That reached toward the sky
And in my sight, her eyes quite bright,
Prayed to the Lord on High!

D. KEITH MCE. KEVAN 1988*

*Douglas Keith McEwan Kevan (1920-1991), Entomologe und insbesondere auch Neuropterologe, als Professor an der McGill University, Ste-Anne-de-Bellevue, Québec, Canada, tätig.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

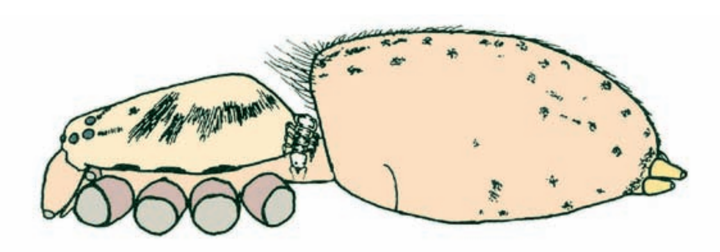


Abb. 109: Mantispidae: *Mantispa pulchella* (Banks, 1912), USA, South Carolina, Pickens County, Clemson. Larve auf dem Pedicellus einer juvenilen Spinne (*Anyphaena* sp.). Verändert nach Hoffman & Brushwein (1989).

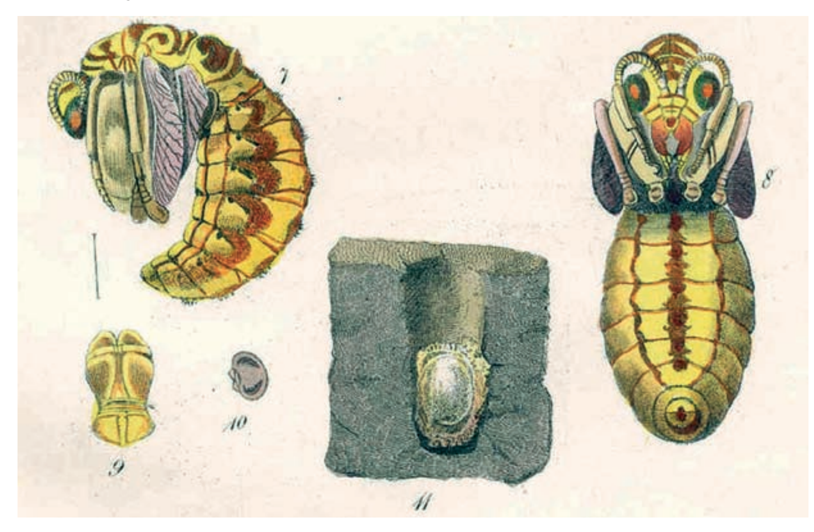


Abb. 110: Mantispidae: *Mantispa styriaca* (Poda, 1761), Niederösterreich, Kalenderberg bei Mödling. Legendentext aus dem Original: „Fig. 7. Nymphe von der Seite gesehen in natürlicher Lage im Cocon vergrößert. Fig. 8. Nymphe von unten gesehen, etwas gestreckt. Fig. 9. Prothorax der Nymphe von oben. Fig. 10. Letztes Tarsenglied von vorne gesehen. Fig. 11. Cocon in der Erde. Verticaler Durchschnitt des Erdloches“. Aus Brauer (1855).

Morphologie und Physiologie beschränkt bleiben und die vermehrte Anzahl unauffälliger gleichförmiger Larvenstadien davon ausklammern.

7.4. Raubbeine: Parallelevolution versus Konvergenz

Die Fangbeine (Abb. 111) der Gottesanbeterin *Mantis religiosa* (L., 1758) (Mantodea, Polyneoptera) und die des steirischen Landhafts *Mantispa styriaca* (Poda, 1761) (Neuroptera, Holometabola) (Abb. 114) sind eines der beliebtesten Beispiele für Konvergenz: Perfekte Übereinstimmung bei zwei im System drastisch voneinander entfernten Organismen. Streng genommen, ist das Phänomen allerdings unter dem weniger populären Begriff Homoiologie einzuordnen, da Homologien sowohl auf der Ebene des Insektenbeines als auch auf der Ebene der Beingliederung in Coxa, Trochanter, Femur, Tibia und Tarsus gegeben sind. Als ganz anderes Phänomen, nämlich perfekten Parallelismus, präsentieren sich die Fangbeine innerhalb der Ordnung Neuroptera. Ein speziell geformtes erstes Tarsale der Fangbeine der Mantispiden-Unterfamilie Symphrasinae (Abb. 113) und der Familie Rhachiberothidae (Abb. 112) wurde zunächst als Synapomorphie interpretiert. Da das modifizierte erste Tarsale zwar in beiden Geschlechtern der Symphrasinae, jedoch nur beim Männchen der Rhachiberothidae auftritt, wird eine unabhängige Entstehung für die überzeugendere Hypothese gehalten. Die Fangbeine innerhalb der Familie Coniopterygidae sind ver-

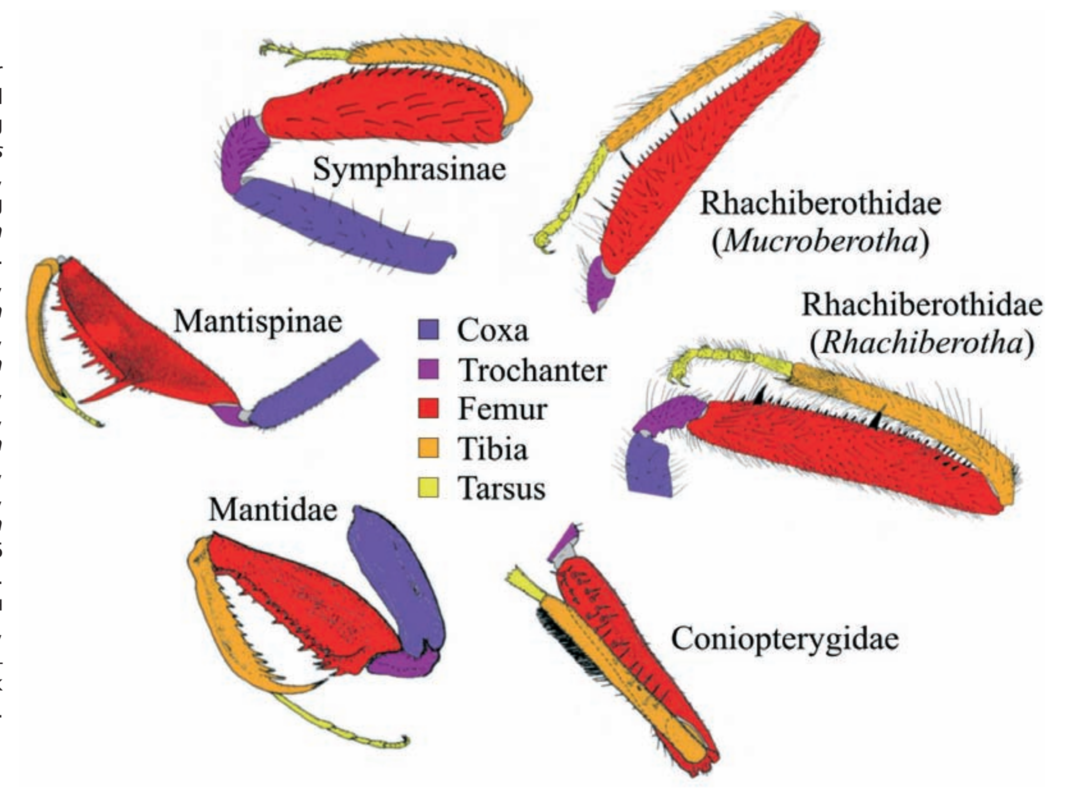


Abb. 111: Karussell der Fangbeine. Konvergenz und Parallelismus. Ordnung Mantodea: *Tarachodes arabicus* Uvarov, 1923 (Mantidae, Tarachodinae). Ordnung Neuroptera: *Mantispa aphavexelte* U. Aspöck & H. Aspöck, 1994 (Mantispidae, Mantispinae); *Trichoscelia varia* (Walker, 1853) (Mantispidae, Symphrasinae); *Mucroberotha minteri* U. Aspöck & Mansell, 1994 (Rhachiberothidae), Männchen; *Rhachiberotha pulchra* U. Aspöck & H. Aspöck, 1997 (Rhachiberothidae), Weibchen; *Semidalis obscura* Sziráki & Greve, 1996 (Coniopterygidae). Verändert nach Kaltenbach (1982), Aspöck H. et al. (1980), Ferris (1940), Aspöck U. & Mansell (1994), Aspöck U. & H. Aspöck (1997), Sziráki & Greve (1996).

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

- **Homolog**: Dasselbe Organ in verschiedenen Tieren in jeglicher Verschiedenheit der Form und Funktion (übersetzt nach OWEN 1843).
- **Homolog** sind demnach Strukturen, deren nicht zufällige Übereinstimmung auf gemeinsamer Information beruht (OSCHE 1973).
- **Homologie**: Genetisch fixierte Information oder die Expression dieser Information, die von einem gemeinsamen Vorfahren der Arten, die das Merkmal aufweisen, geerbt wurde.
- **Konvergenz**: nicht homologe Ähnlichkeit, die durch Anpassung an dieselben Umweltbedingungen evolviert ist.
- **Homoiologie**: Ähnlichkeit, die durch Anpassung homologer Strukturen an dieselben Umweltbedingungen unabhängig evolviert ist.
- **Parallelismus**: Ähnlichkeit bei nahe verwandten Taxa, die durch Anpassung homologer Strukturen an dieselben Umweltbedingungen unabhängig evolviert ist.

Abgewandelt nach WÄGELE 2000

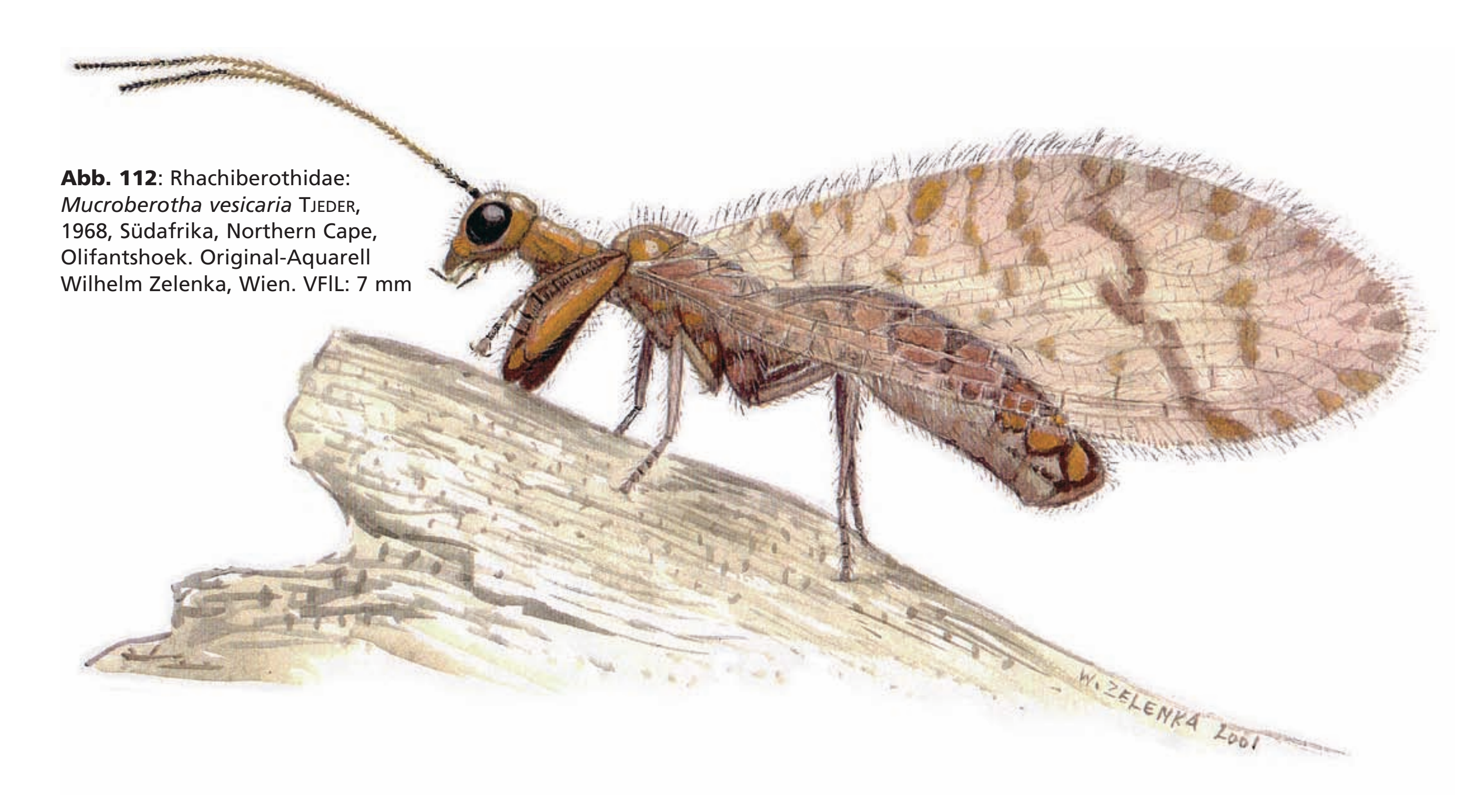


Abb. 112: Rhachiberothidae: *Mucroberotha vesicaria* TJEDER, 1968, Südafrika, Northern Cape, Olifantshoek. Original-Aquarell Wilhelm Zelenka, Wien. VFlL: 7 mm

Abb. 113: Mantispidae, *Plega* sp., USA, ♀, Arizona, Portal. Dieses Bild macht verständlich, warum Müller (1775) für *Mantispa styriaca* den Namen „Rutscher" prägte, da er glaubte, „daß das Insect nur auf den Klauen und den Knien der Schenkel fortrutschen kann; …" Foto: Johannes Gepp. VFlL: 15 mm

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

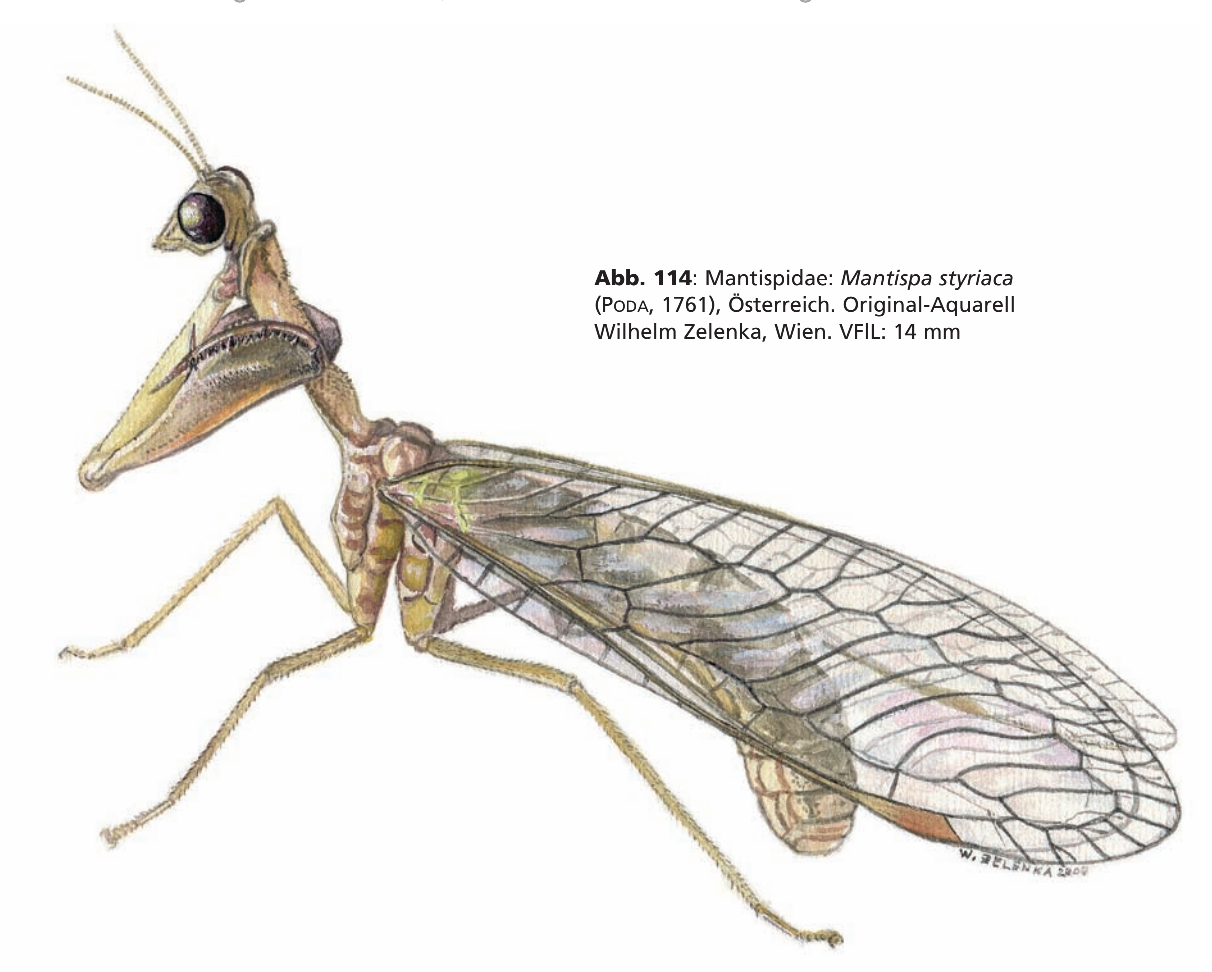


Abb. 114: Mantispidae: *Mantispa styriaca* (PODA, 1761), Österreich. Original-Aquarell Wilhelm Zelenka, Wien. VFlL: 14 mm

einzelte Ereignisse und höchstens ein Indiz für Parallelismus im Rahmen der Verwandtschaftshypothese Coniopterygidae + Dilaridae-Cladus.

7.5. Genitalsklerite: Homologie und Reexpression alter Muster

Die männlichen Genitalsklerite der Insekten – auch bei Neuroptera oft spektakulär (Abb. 116, 117) – sind ein wichtiges und hervorragendes taxonomisches Instrument, einerseits für die Identifizierung von Arten, andererseits aber auch für die systematische Beurteilung auf höherer Ebene. Das war nicht immer so, denn natürlich standen am Anfang die Flügel im Vordergrund, und in der Paläontologie ist man bis heute darauf angewiesen. Die Bedeutung der Genitalsegmente für die Taxonomie der Neuropteren wurde schon im 19. Jahrhundert erkannt; so beschrieb z. B. HAGEN (1867) einige Raphidiiden-Spezies fast ausschließlich nach Merkmalen der männlichen Genitalsklerite. Ganz offensichtlich sind vor allem die männlichen Genitalsklerite ein Lieblingsspielzeug der Evolution – ihre Vielfalt ist verblüffend – , und damit sind sie für den Systematiker eine nie endende phylogenetische Herausforderung, die aber auch eine inflationäre Wucherung der Termini zur Bezeichnung dieser Sklerite mit sich gebracht hat. Davon sind die Neuropteren nicht ausgenommen. Jüngste Versuche einer Homologisierung der Genitalsklerite (ASPÖCK U. 2002, ASPÖCK U. & H. ASPÖCK 2007) basieren auf dem 9. Segment der Raphidioptera. Dieses ist sehr urtümlich und umfasst Tergit, Sternit, Gonokoxiten, Gonostyli und Gonapophysen. Es dient zum einen als Modell zur Homologisierung der Sklerite des 9. Segments der Megaloptera und Neuroptera und schließlich zum anderen als Modell zur Identifizierung der extrem veränderten Sklerite des 10. und 11. Segments aller Neuropterida. Abgeleitete Vertreter der Neuroptera-Familien Mantispidae, Berothidae, Rhachiberothidae und Coniopterygidae (Abb. 115) imponieren durch ähnlich und exzessiv abgewandelte Sklerite des 10. Segments. Mantispidae, Berothidae und Rhachiberothidae bilden zusammen mit den Dilaridae eine vor allem larval gut abgesicherte monophyletische Gruppe, die exzessiven Genitalsklerite sind also ein Paradebeispiel für Parallelismus. Für die Coniopterygidae, deren Verwandtschaft durchaus noch rätselhaft ist, könnte die Parallelismus-Hypothese zur heißen Spur einer Verwandtschaft mit dem Dilariden-Cladus werden, wofür ja auch die larvalen Mundwerkzeuge sprechen.

Die üblicherweise eher merkmalsärmeren, viel weniger spektakulären weiblichen Genitalsegmente überraschen nicht nur mit langen Legeröhren (alle Raphi-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at



Abb. 115: Parallelismus bei männlichen Genitalskleriten. Homologe Sklerite siehe Farbskala: Die Segmente 9-11 sind durch die Farben blau, rot bzw. grün dargestellt, die Farbintensität (hell, mittel, dunkel) symbolisiert Gonokoxit (gx), Gonostylus (gst) bzw. Gonapophyse (gp). Ordnung Raphidioptera: *Phaeostigma pilicollis* (Stein, 1863) (Raphidiidae). Ordnung Neuroptera: *Isoscelipteron fulvum* Costa, 1863 (Berothidae); *Mucroberotha aethiopica* Aspöck U. & Mansell, 1994 (Rhachiberothidae); *Plega signata* (Hagen, 1877) (Mantispidae); *Coniopteryx* (*Metaconiopteryx*) *tjederi* Kimmins, 1934 (Coniopterygidae). Verändert nach Aspöck H. et al. (1991), Aspöck H. et al. (1980), Aspöck U. & Mansell (1994), Ferris (1940), Aspöck H. et al. (1980).

Abb. 116: Ascalaphidae: *Deleproctophylla australis* (Fabricius, 1787), ♂, Italien, Sizilien, Monte Peloritani. Original-Aquarell Wilhelm Zelenka, Wien. VFlL: 22 mm

Abb. 117: Myrmeleontidae: *Palpares libelluloides* (Linnaeus, 1764), ♂, Griechenland, Rhodos. Original-Aquarell Wilhelm Zelenka, Wien. VFlL: 55 mm

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

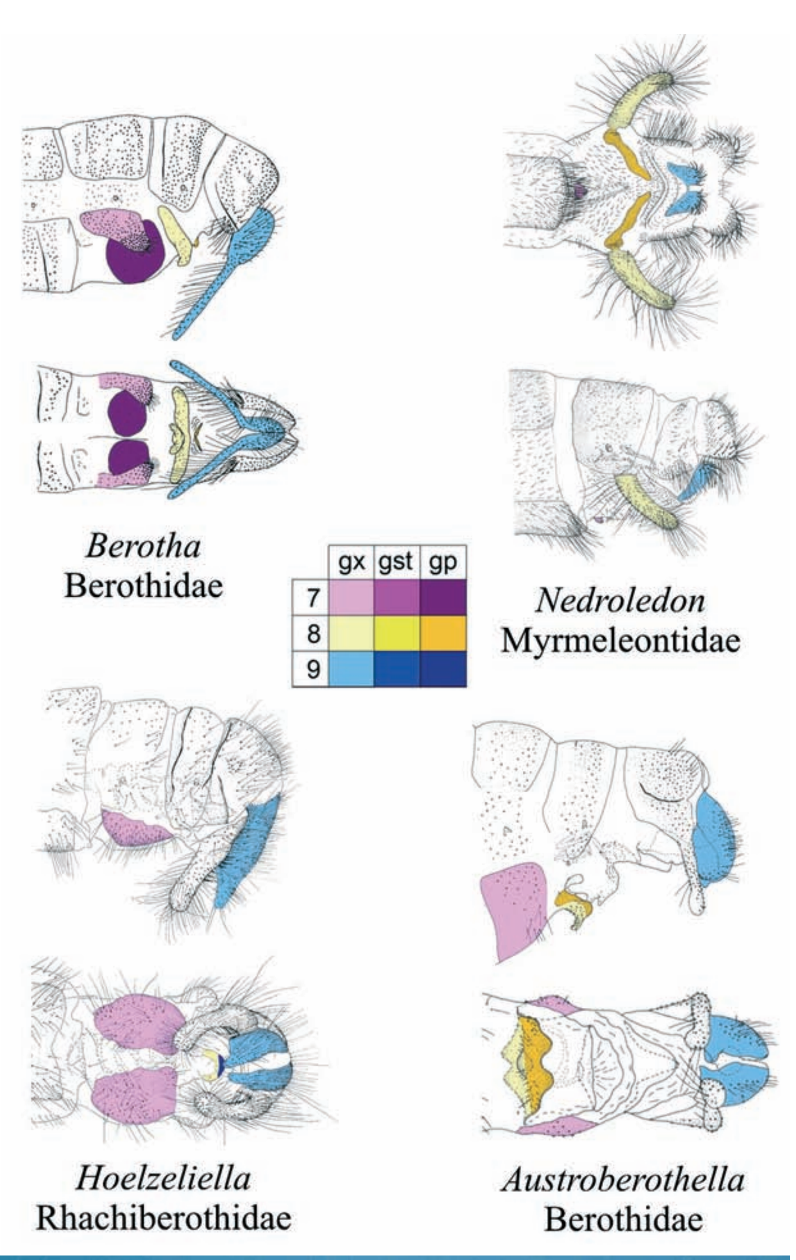


Abb. 118: Beispiele spektakulärer processusartiger Differenzierungen weiblicher Genitalsegmente bei Neuroptera. Die Segmente 7-9 sind durch die Farben violett, gelb bzw. blau dargestellt, die Farbintensität (hell, mittel, dunkel) symbolisiert Gonokoxit (gx), Gonostylus (gst) bzw. Gonapophyse (gp). *Berotha piepersii* VAN DER WEELE, 1904 (Berothidae), *Austroberothella rieki* ASPÖCK U. & H. ASPÖCK, 1985 (Berothidae), *Hoelzeliella manselli* ASPÖCK U. & H. ASPÖCK, 1997 (Rhachiberothidae), *Nedroledon anatolicus* NAVÁS, 1914 (Myrmeleontidae). Bei den Differenzierungen im 7. (violett) und 8. (gelb) Segment könnte es sich um Reexpressionen alter Strukturen handeln. Die nicht eingefärbten Processus (Pseudohypocaudae) bei *Hoelzeliella* und *Austroberothella* sind Derivate des 9. Tergits, die blauen Processus (Hypocaudae) sind Anhänge der 9. Gonokoxiten – allesamt Modifikationen zur Eiablage. Verändert nach ASPÖCK U. (1983), ASPÖCK U. & H. ASPÖCK (1984), ASPÖCK U. & H. ASPÖCK (1997) und ASPÖCK H., ASPÖCK U. & HÖLZEL (1980).



Abb. 119: Mantispidae, *Plega* sp., ♀, USA, Arizona, Portal. Die Legeröhre ist ein Charakteristikum der Unterfamilie Symphrasinae. Innerhalb der Neuroptera sind nur noch die Dilaridae mit einer ähnlich langen Legeröhre ausgerüstet. Foto: Johannes Gepp. VFIL: 15 mm

dioptera, sowie Dilaridae und Symphrasinae (Abb. 119) innerhalb der Neuroptera), sondern mit unabhängig bei einzelnen Vertretern der Berothidae und der Myrmeleontidae auftretenden Processus und Skleriten im Bereich des 7. und 8. Sternits, die als Reexpressionen ehemaliger Gonokoxiten und Gonapophysen interpretiert werden (Abb. 118). Vereinzelte tergale fingerförmige Processus haben – als akzessorische Anpassung an die Eiablage – eine ganz andere Genese, oder sie gehen auf uralte epipleurale Elemente zurück.

7.6. Stumme Gesänge – und sympatrische Speziation

Stumme Gesänge – ein Paradoxon? Oder ein poppiger Spot Peter DUELLIS (1999), dessen Pointe darin liegt, dass DUELLI einer der ganz wenigen ist, die diese Gesänge sehr wohl hören, erkennen und (re)produzieren können! Paarungsbereite Chrysopidae führen mit ihren Abdomina Vibrationsbewegungen durch, die über die Beine via Substrat übertragen und vom potentiellen Partner, der in der Nähe sein muss, über die Subgenualorgane der Beine wahrgenommen werden (HENRY & WELLS 2006). Oszillogramme dieser Vibrationen zeigen auch für den unbefangenen Untersucher konstante unterschiedliche Muster, die auf die Existenz kryptischer, morphologisch schwer erkennbarer Arten schließen lassen. Substratgetragene, durch die Subgenualorgane der Beine registrierte Vibrationsmuster sind ein bekanntes Phänomen und z. B. auch von Sialiden beschrieben. Das Besondere am „Tonstudio“ von *Chrysoperla carnea* s.l. ist jedoch, dass durch die unterschiedlichen Oszillogramme mehrere kryptische Spezies neu entdeckt bzw. aufgrund biologischer Fakten längst prognostizierte Spezies bestätigt wurden (HENRY et al. 1993, HENRY et al. 2002) (Abb. 120-123). Für die Insider waren die durch die Vibration erzeugten sehr unterschiedlichen, speziesspezifischen Geräusche längst hörbar und sind in kind-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 120-123: Partnergesänge bei Arten des Genus *Chrysoperla*, Chrysopidae, Oszillogramme und Spektrogramme von: *Ch. agilis* HENRY & al., 2003 (**Abb. 120**), *Ch. pallida* HENRY & al., 2002 (**Abb. 121**), *Ch. lucasina* (LACROIX, 1912) (**Abb. 122**) und *Ch. carnea* (STEPHENS, 1836) (**Abb. 123**). Alle Abbildungen von Charles Henry (Connecticut/USA).

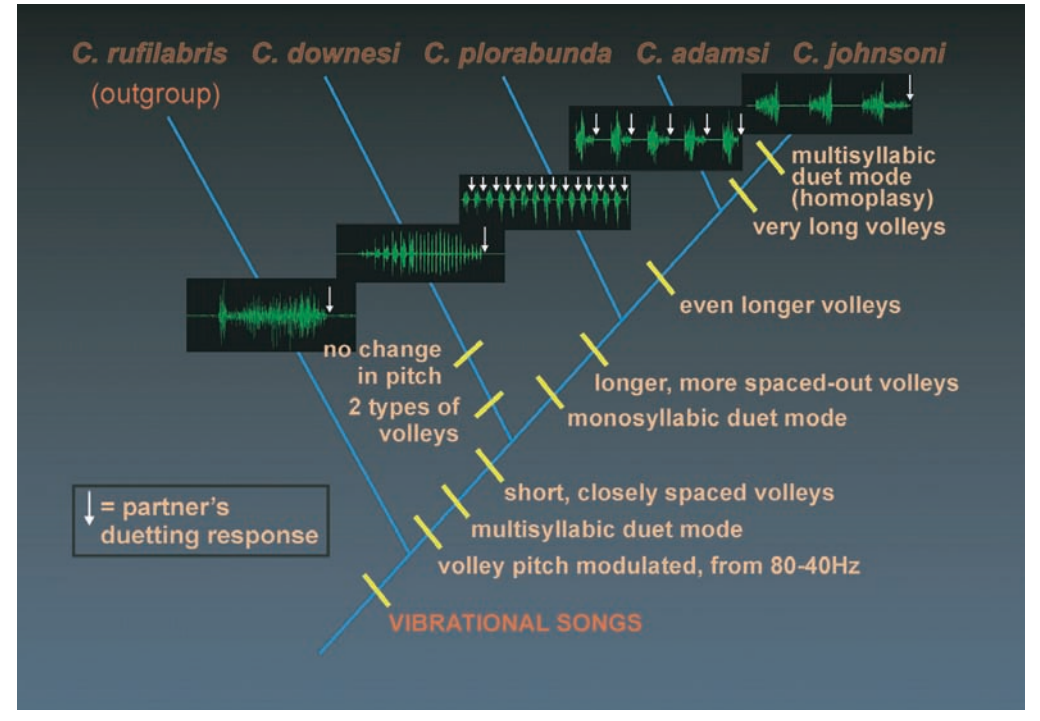


Abb. 124: Phylogenetische Analyse nordamerikanischer *Chrysoperla*-Arten auf der Basis von mitochondrialer DNA und Vibrationsmustern. Zur Verfügung gestellt von Charles Henry, Connecticut/USA.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

licher Freude lautmalerisch als „generator", „motorboat" und „slow motorboat" bezeichnet worden (HENRY 1979, 1983, DUELLI & JOHNSON 1982, DUELLI et al. 1996, weitere Literatur in DUELLI 1999). Zum europäischen *Chrysoperla carnea*-Komplex gehört ein amerikanisches Pendant (WELLS & HENRY 1994) mit einer phylogenetischen Analyse auf der Basis von mitochondrialer DNA und Vibrationsmustern (Abb. 124); weltweit sind vorläufig mindestens 15 Vibrationsphäna aufgezeichnet (HENRY et al. 2003). Unterschiedliche Auffassungen zur Artentstehung sind zum lautstarken „Sängerkrieg" eskaliert. TAUBER C.A. & M.J. TAUBER (1982, 1989) vertreten das Konzept der sympatrischen Speziation (reproduktive Isolation wird als Nebenprodukt der Anpassung an verschiedene Habitate verstanden) und sind mit dem *Chrysoperla*-Komplex als Modell in die internationale Speziationsdiskussion eingegangen (TAUBER C.A. & M.J. TAUBER 1989). Die *Chrysoperla*-Szene bleibt konfliktreich, die Philosophie zur Speziation nicht minder. Dass dabei eine pragmatische Komponente mit in den Sog gelangt, wird oft großzügig übergangen, wenn weltweit nach wie vor schlicht die grüne Florfliege zur Schädlingsbekämpfung eingesetzt wird – ohne Rücksicht auf ganz unterschiedliche Tauglichkeit ihrer kryptischen Arten (HENRY et al. 2001, ZIMMERMANN 2005).

7.7. Die Chrysopide und ihr Luftballon

Der nicht viel seriöser klingende offizielle Name des Luftballons ist „Glenofinger" – wieder ein Werbespot von Peter DUELLI (2004). Es handelt sich dabei um eine riesige prothorakale Drüse, die nur von Männchen der Art *Glenochrysa principissa* (NAVÀS, 1915) ausgefahren



Abb. 125: Chrysopidae: *Glenochrysa principissa* (NAVÁS, 1915), ♂, Südafrika, KwaZulu-Natal, Sihangwana, Kosi Bay. Dass es sich beim „Glenofinger" um eine prothorakale Drüse mit Sexualfunktion handelt, bleibt vorläufig Hypothese. Der Glenofinger wird nur von Männchen ausgefahren – ein Werbespot sollte man meinen, allein die Weibchen reagieren nicht darauf. Foto: Peter Duelli. VFlL: 11,4 mm



Abb. 126: Osmylidae: *Osmylus fulvicephalus* (SCOPOLI, 1763), ♂, Deutschland, Oberschwaben, Wennedach. Die zwischen dem 8. und 9. Tergit der Männchen liegenden eversiblen Ballons wurden zunächst einer Drüse des 8. Segments zugeordnet, werden jedoch bis heute sehr kontrovers diskutiert. Den Weibchen scheinen sie zu imponieren! Foto: Heiko Bellmann. VFlL: 24 mm

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

wird (Abb. 125). Ein Werbespot der Männchen sollte man meinen, allein die Weibchen reagierten nicht darauf. Weibchen und Männchen wurden im Februar 2002 in Sihangwana (Südafrika, nahe zur Grenze zu Mozambique) im dichten Sekundärwald in Küstennähe bei Kosi Bay gefangen, mit den beiden Autoren sowie Herbert Hölzel und Mervyn Mansell als Zeitzeugen. Alle bisher untersuchten Chrysopidenarten besitzen in beiden Geschlechtern paarige Prothorakaldrüsen, die nicht ausgestülpt werden. Paarige und auch ausstülpbare Prothorakaldrüsen beider Geschlechter der Osmylidae sind ein verführerisches Argument für ein Schwestergruppenverhältnis der beiden Familien (ASPÖCK U. et al. 2001). Für die neueren molekularsystematischen Ergebnisse (HARING & U. ASPÖCK 2004) und die jüngsten genitalmorphologische Analysen (ASPÖCK U. & H. ASPÖCK 2007) ist der Glenofinger jedoch irrelevant, da die Chrysopidae als Schwestergruppe der Hemerobiidae hypothetisiert werden. Vorläufig bleibt als wahrscheinlichere Hypothese, dass der Glenofinger, sei er nun muskulatur- oder druckbewegt, doch eine sexbezogene Drüse darstellt. Und jedenfalls hält er seine Stellung stets senkrecht zur Körperachse, unabhängig davon ob des Männchen von der Decke des Versuchgefäßes hängt oder seitlich an dessen Wand sitzt, – und bleibt vorläufig ein bestauntes Wunder, das jedenfalls den durchaus respektablen prägenitalen Drüsensacken von *Osmylus fulvicephalus* (SCOPOLI, 1763) (Abb. 126) die Show stiehlt.

7.8. Mimikry und Mimese – schillernde Phänomene mit evolutivem Tiefgang und journalistischem Touch

„Mimikry und Mimese sind die einzigen Phänomene, bei denen wir für die Evolution ein Ziel angeben können" (Wolfgang WICKLER 2006).



Abb. 127: Chrysopidae: *Glenochrysa ohmi*, HÖLZEL & DUELLI, 2001, drittes Larvalstadium, Südafrika, Eastern Cape, Tsitsikamma. Ein prachtvoller Misthaufen aus ausgesaugten Beutetieren, unter dem sich die Larve versteckt. Foto: Peter Duelli.



Abb. 128: Chrysopidae: *Parankylopteryx polysticta* (NAVÁS, 1910), Südafrika, Eastern Cape, Tsitsikamma. Perfekt versteckt unter den Nahrungsresten! Die ausgesaugte Beute wird mit einer eleganten Kopfbewegung nach hinten geschleudert und an Häkchenhaaren festgehalten. Foto: Peter Duelli.

Mimikry, nach Wolfgang Wickler: jede Ähnlichkeit zwischen Lebewesen, die nicht auf stammesgeschichtlicher Verwandtschaft, sondern auf einer täuschenden Nachahmung von Signalen beruht.

BATESsche Mimikry: eine für den Empfänger potenzielle Beute sendet die gleichen Warnsignale, die eine vor dem Empfänger geschützte Art kennzeichnen. Optische Warnsignale zeigen bei Insekten z. B. sehr oft Farbkombinationen Gelb-Schwarz und Rot-Schwarz, Augenflecke können als Nachahmung von Wirbeltieraugen interpretiert werden.

MÜLLERsche Mimikry: zwei oder mehr Signalsender, die alle gleichermaßen Schutz vor einem gemeinsamen Feind genießen, senden die gleichen Warnsignale. Der Empfänger wird also nicht getäuscht. Man benutzt lediglich eine gemeinsame Warnfarbe, damit die Signalempfänger leichter und schneller lernen können.

Mimese: täuschende Nachahmung eines belebten oder unbelebten Objekts, das für den zu täuschenden Empfänger uninteressant ist.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at



Abb. 129: Chrysopidae: *Anapochrysa voeltzkowi* (Weele, 1909), drittes Larvalstadium, Südafrika, Eastern Cape, Tsitsikamma. Nur die Saugzangen verraten die wahre Natur dieses schildlausähnlichen Objekts. Foto: Peter Duelli.

Abb. 131: Hemerobiidae: *Drepanepteryx phalaenoides* (Linnaeus, 1758), Österreich. Die gesichelten braunen Flügel verschwinden in vollkommener Mimese im Herbstlaub – auch wenn der Künstler sich bemüht hat, das „Kupfernüsschen" aus dem Untergrund herauszuschälen. Original-Aquarell Wilhelm Zelenka, Wien. VFlL: 14 mm



Abb. 130: Chrysopidae: *Leukochrysa* sp., drittes Larvalstadium. USA, Arizona. Pinselartige Fortsätze geben dem Körper ein skurriles Aussehen und tarnen die gnadenlosen Saugzangen. Foto: Peter Duelli.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at



Abb. 132: Hemerobiidae: *Drepanepteryx phalaenoides* (LINNAEUS, 1758), Italien, Friuli. Laboraufnahme auf grünem Kontrast-Hintergrund – zur Freude des Beobachters. Foto: Peter Sehnal. VFlL: 14 mm.



Abb. 133: Hemerobiidae: *Hemerobius marginatus* STEPHENS, 1836, Italien, Friuli. Gut getarnt und dennoch spektakulär! Foto: Peter Sehnal. VFlL: 9 mm.



Abb. 134: Mantispidae: *Euclimacia horstaspoecki* OHL, 2004, Holotypus, ♂, dorsal, Thailand, Nakhon Ratchasima, Umgebung von Pak Chong. Wespen-Mimikry par excellence! Die Flügelfärbung ist einmalig innerhalb der Gattung *Euclimacia*.
Aus OHL (2004b). VFlL: 25 mm.



Abb. 135: Mantispidae: *Euclimacia horstaspoecki* OHL, 2004, Holotypus, ♂, lateral, Thailand, Nakhon Ratchasima, Umgebung von Pak Chong. Wespen-Mimikry par excellence! Das mimikrierende Farbmuster kommt vor allem im Lateralaspekt zur Geltung. Aus OHL (2004b). VFlL: 25 mm.

Wo die Mimese zum Misthaufen mimikriert

Mimese ist keine Mimikry, es gibt aber auch Tarnung als Mimikry, wenn sich die Beute für den Feind deutlich sichtbar als ein ungenießbares Objekt ausgibt, z. B. die Larven mancher Chrysopidae (Abb. 127, 128), die die ausgesaugten Blattläuse auf ihrem Rücken zu einem gigantischen Haufen türmen – sie werden „debris carrier" genannt. Ein ganz anderer Effekt wird durch Schildlaushabitus (Abb. 129) erreicht, zumeist ist eine Strategie allerdings – zumindest für unsere Augen – nicht nachvollziehbar (Abb. 130).

Mimese pur und doch kaum bekannt: *Drepanepteryx phalaenoides* (LINNAEUS, 1758), ein Vertreter der Hemerobiidae, und das herbstliche Buchenblatt (Abb. 131, 132). Ein anderes Beispiel ist *Hemerobius marginatus* STEPHENS, 1936 (Abb. 133).

Mantispidae sind nicht nur das Paradebeispiel der Fangbeine, sie sind auch die Stars unter den mimikrierenden Neuropteren. Wespen-Mimikry bei Mantispidae ist allerdings vom allgemeinen Standpunkt kein Grund zur Aufregung, da vespoide Mimikry bei Mimikrierenden ein beinahe triviales Phänomen ist. Das Bemerkenswerte bei diesen Mantispidae ist, dass ihre Larven nicht in Hymenopteren-Nestern parasitieren (wie viele andere Mantispidae), sondern in Eikokons von Spinnen (siehe Hypermetamorphose). Vermutlich betreiben alle Arten der Mantispidengattung *Euclimacia* ENDERLEIN, 1910, Mimikry mit sozialen Wespen, Mimikry-Komplexe von sozialen Wespen und Mantispidae sind schon seit Beginn des 20. Jahrhunderts bekannt. Die bisher nur von Indien und Nordaustralien bekannte Gattung wurde jüngst erstmals in Thailand mit einer weiteren,

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at



Abb. 136: Rhachiberothidae: *Rhachiberotha pulchra* Aspöck U. & H. Aspöck, 1997, ♂, Namibia, Distr. Grootfontein, Tigerschlucht, NE Kombat. Auch diese Familie ist mit Raubbeinen ausgerüstet. Die Funktion der riesigen schwarzen augenfleckartigen Vesicae ist unbekannt. Foto: Michael Stelzl. VFlL: 8,4 mm



Abb. 137: Myrmeleontidae: *Dendroleon pantherinus* (Fabricius, 1787), Schweiz, Tessin, Brissago. Wen schreckt der Augenfleck? Foto: Peter Duelli. VFlL: 30 mm

besonders bunt mimikrierenden Art, *Euclimacia horstaspoecki* Ohl, 2004, nachgewiesen (Abb. 134, 135). Die Beschreibung enthält eine zusammenfassende Literatur zum Thema (Ohl 2004b). Von der weit verbreiteten *Climaciella brunnea* (Say in Keating, 1824), Nearktis (USA, Mexiko), Neotropis (Costa Rica, Mexiko, Nicaragua, Puerto Rico), sind – je nach Wespenmodell – unterschiedliche Farbmorphen bekannt.

Augenflecken

Mit ethologischem Eifer versuchen wir, alle Augenflecken zu entdecken, auch jene, die womöglich gar keine sind, und wir meinen zu wissen, welche Feinde sie betören oder erschrecken. Und wie erfrischend ist, dass wir nicht wissen, welche Bewandtnis es mit den Vesicae, diesen Pseudo-Augenflecken bei Rhachiberothidae (Abb. 136) auf sich hat und den „Vielleicht-Augenflecken“ mehrerer Arten des afrikanischen Myrmeleontiden-Genus *Cymothales* Gerstaecker, 1894, oder unseres einheimischen *Dendroleon pantherinus* (Fabricius, 1787) (Abb. 137, 138). Und wir würden gerne wissen, wen die Augenflecken der jurassischen Kalligrammatidae (Abb. 139) vor Schreck erstarren ließen. Auch über Mimikry dieser „Jurassischen Schmetterlinge“ – wie sie anthropomorph auch gerne genannt werden – wird spekuliert. Wer waren ihre Vorbilder? Jedenfalls keine Schmetterlinge, diesen Spätgeborenen sind sie nie begegnet.

7.9. Flügel, Flügel, Flügel …

On wings of lace … heißt es bei Grimaldi & Engel 2005, wer denkt da nicht an zartes Spitzengewebe! „Genetzt“ sind sie ja tatsächlich alle, auch die mit den elytrenartig ledernen Vorderflügeln, mit denen sie flugunfähig dem Wind trotzen, wie etwa die *Micromus*-Arten auf Hawaii (Abb. 140, 141). Nicht alle Flügelreduktionen sind allerdings dem Spiel mit den Windsbräuten zuzuschreiben. Die in makropteren und mikropteren (reduzierte Hinterflügel) Populationen auftretende *Psectra diptera* (Burmeister, 1839) (Hemerobiidae), die bei den meisten Arten von *Conwentzia* Enderlein, 1905 (Coniopterygidae) verkürzten Hinterflügel und die völlige Flügelobliteration des Weibchens (das Männchen ist unbekannt oder getarnt hinter einer bisher nur im Männchen bekannten geflügelten Art) von *Helicoconis aptera* Messner, 1965 (Coniopterygidae) (Rausch, Aspöck H. & U. Aspöck 1978) … sind nur Beispiele für Flügelphänomene, für die wir noch keine plausible Hypothesen haben, auch wenn die Verlockung zu Interpretationen groß ist.

Die wie mit Staubzucker bepuderten Coniopterygidae (Abb. 143) sezernieren Wachspartikelchen aus über den Körper verteilten speziellen Hautdrüsen – einmalig unter den Neuroptera, Aleyrodidae (Motten-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 138: Myrmeleontidae: *Dendroleon pantherinus* (FABRICIUS, 1787), Österreich. Auch bei ausgebreiteten Flügeln wirkt die Botschaft vom Augenfleckschreck. Original-Aquarell Wilhelm Zelenka, Wien. VFlL: 30 mm

schildläusen) zum Verwechseln ähnlich – oder ist auch das schon zu anthropomorph gedacht, weil nur wir sie mit diesen verwechseln?

Prima vista-Charakteristikum der Neuropterida ist die dachartige Flügelstellung (Abb. 140-147) – und dennoch gibt es Ausreißer gleich in mehreren Familien mit in Ruhestellung flach ausgebreiteten Flügeln. Ein Anblick der Urtümlichkeit – und dennoch ist es eine mehrmals unabhängig entstandene Extravaganz unter Osmyliden (Abb. 148), Chrysopiden (*Glenochrysa*, Abb. 149, *Anapochrysa*, Abb. 150), Hemerobiiden (*Notiobiella*, Abb. 151), Psychopsiden (z. B. *Silveira*, Abb. 152) und Nymphiden (z. B. *Osmylops*, Abb. 153, 154) – ein Schutzmechanismus?

Der Erfolgshabitus der kleinen Unscheinbaren wurde schon angesprochen. Nicht verwandt und doch so ähnlich (fast eine unendliche neuropterologische Verwechslungsgeschichte): Nevrorthidae (Abb. 155), Sisyridae (Abb. 156, 157), Dilaridae (Abb. 159, 160), Berothidae (Abb. 142), Hemerobiidae (Abb. 158). Strategie der Bescheidenheit? fragen wir anthropomorph.

Die Erscheinung der elfenartigen Crocinae (Nemopteridae) mit fadenförmigen Hinterflügeln ist von überirdischer Schönheit, besonders wenn man sie in der nächtlichen Wüste um die Lampen schweben sieht. Die Bedeutung dieses Phänomens ist völlig unklar, sie als Steuerorgane zu interpretieren, entspricht unserem Sinngebungsbedürfnis. Das betrifft auch die spektakulären Erweiterungen der Hinterflügel von *Palmipenna aeoleoptera* PICKER, 1987 (Südafrika), denen neben sexueller auch thermodynamische Funktion („… thermals generated from heated ground and rocks“) zugesprochen wird (PICKER 1987).

Die einzigen schmetterlingsartig bunt gefärbten Vorderflügel bei Nemopterinae (Nemopteridae) (Abb. 26) gibt es nicht in den Tropen, sondern in der Mediterraneis, also fast vor unserer Haustüre. Diese tagaktiven, segelnden, auffälligen Neuropteren sind auch Nicht-Neuropterologen bekannt – umso aufregender ist die Tatsache, dass erst in jüngster Zeit eine weitere neue Art

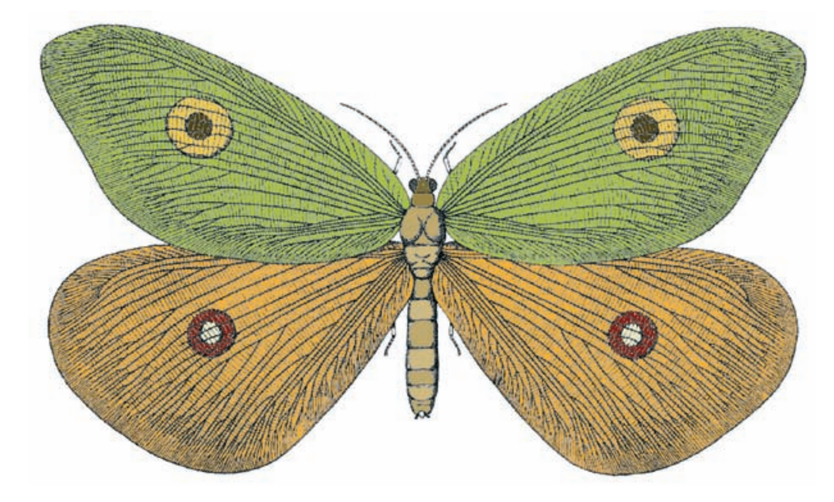


Abb. 139: Kalligrammatidae, Jura. Die Phantasie hat den Autoren bei der Färbung der Flügel den Pinsel geführt: Wen mögen diese größten Neuropteren aller Zeiten imitiert haben, wen mögen ihre „Augen“ zu Schreck erstarren lassen haben? Verändert nach HANDLIRSCH & BEIER (1936). VFlL: 122 mm

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at



Abb. 140: Hemerobiidae: *Micromus falcatus* (ZIMMERMAN, 1957), USA, Hawaii, Oahu (endemisch). Ein „Ausreißer" unter den sonst so unscheinbaren Taghaften! Foto: J.C. Montgomery. VFlL: 5,5 mm



Abb. 141: Hemerobiidae: *Micromus swezeyi* (ZIMMERMAN, 1940), Hemerobiidae, USA, Hawaii, Kauai (endemisch). Nur für den Kenner präsentiert sich diese bizarre Silhouette mit dem fast holzartig gegitterten Touch als flugunfähige Neuroptere.
Foto: J.C. Montgomery. VFlL: 5 mm



Abb. 142: Berothidae: *Lomamyia* sp., USA, Arizona, Portal. In der Natur zerfließt diese bizarre Gestalt. Foto: Johannes Gepp.
VFlL: 11 mm



Abb. 143: Coniopterygidae: *Coniopteryx* sp., Schweiz. Die wie mit Staubzucker bepuderten Staubhafte sind mit kleinsten Wachspartikelchen, die sie in Hautdrüsen sezernieren, bedeckt und werden im Flug leicht mit Aleyrodidae verwechselt.
Foto: Peter Duelli. VFlL: 2,3 mm



Abb. 144: Chrysopidae: *Turnerochrysa mirifica* KIMMINS, 1935, Südafrika, Western Cape, Zederberg, Clanwilliam, Wolfdrif. Auffällig nur für unsere Augen, „mustergetarnt im Busch"?
Foto: Peter Duelli. VFlL: 10 mm



Abb. 145: Chrysopidae: *Mallada rubicundus* HÖLZEL, 1993, Südafrika, Karoo Nationalpark. Gut getarnt auf grünem Blatt, typisch die dachartige Flügelstellung. Foto: Peter Duelli. VFlL: 11 mm

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at



Abb. 146: Chrysopidae: *Italochrysa falcata* TJEDER, 1966, Südafrika, KwaZulu-Natal, Ndumo Game Reserve. Sitzt diese Florfliege auf dem falschen Blatt oder handelt es sich um eine bisher unentdeckte Mimikry? Foto: Peter Duelli. VFlL: 20 mm



Abb. 147: Chrysopidae: *Italochrysa zulu,* TJEDER, 1966, Südafrika, KwaZulu-Natal, Ndumo Game Reserve. Verdacht auf Ameisen-Mimikry unter durchsichtigen Flügeln! Foto: Peter Duelli. VFlL: 22 mm



Abb. 148: Osmylidae: *Spilosmylus interlineatus* (MCLACHLAN, 1870), Südafrika, KwaZulu-Natal, Oribi-Gorge. Nicht nur unter den Chrysopidae, auch unter den Osmylidae wurde vereinzelt die dachartige Ruhestellung der Flügel aufgegeben – zugunsten eines urtümlich wirkenden „Flachdaches". Foto: Peter Duelli. VFlL: 19 mm



Abb. 149: Chrysopidae: *Glenochrysa principissa* (NAVÁS, 1915), Südafrika, KwaZulu-Natal, Sihangwana, Kosi Bay. Diese Chrysopide imponiert nicht nur durch den Flügelhabitus, sondern vor allem durch die als Glenofinger berühmt gewordene spektakuläre Drüse. Foto: Peter Duelli. VFlL: 11 mm



Abb. 150: Chrysopidae: *Anapochrysa voeltzkowi* (WEELE, 1909), Südafrika, Eastern Cape, Tsitsikamma. Extremer „Flachdach-Habitus" der Flügel, man beachte das breite Kostalfeld. Foto: Peter Duelli. VFlL: 20 mm

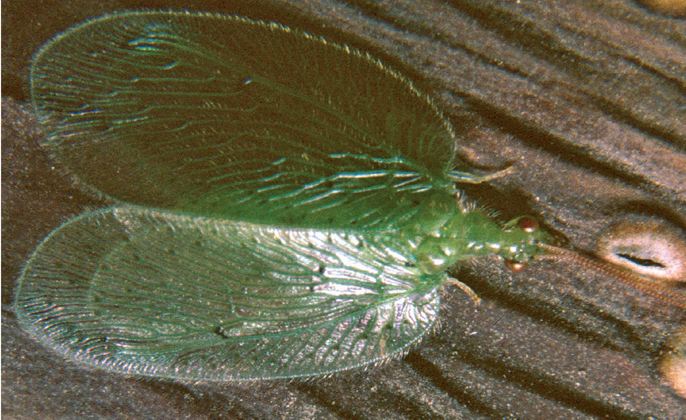


Abb. 151: Hemerobiidae: *Notiobiella* sp., Südafrika, Western Cape, Swartberg Mountains, Gamkaskloof, The Hell. Auch in der Familie der Taghafte, in der braune, eher unscheinbare, in Ruhe dachartig gestellte Flügel die Regel sind, wurde vereinzelt ein grüner „Flachdach-Habitus" evolviert. Foto: Peter Duelli. VFlL: 5 mm

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at



Abb. 152: Psychopsidae: *Silveira jordani* Kimmins, 1939, Südafrika, Western Cape, Zederberg, Clanwilliam, Wolfdrif. Fast alle Vertreter der Psychopsidae haben in Ruhestellung die Flügel flach ausgebreitet. Foto: Peter Duelli. VFlL: 12 mm

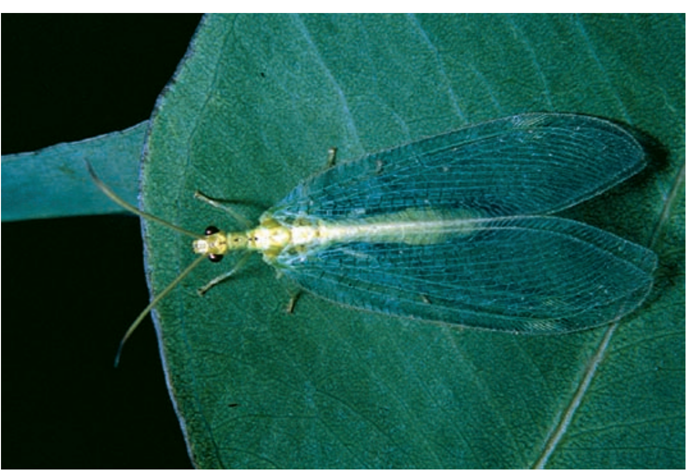


Abb. 153: Nymphidae: *Osmylops sejunctus* (Walker, 1853), Australien, Western Australia, 50km S Perth. Prima vista könnte man dieses Neuropteron für eine Chrysopidae halten, die Larven bringen es an den Tag: *Osmylops* ist ein Vertreter der Myrmeleontiformia. Foto: Peter Duelli. VFlL: 22 mm



Abb. 154: Nymphidae: *Osmylops sejunctus* (Walker, 1853), Larven. Australien, Western Australia, 50 km S Perth. Man beachte die weit auseinander gespreizten Saugzangen und die den Körper säumenden tentakelartigen Fortsätze. Foto: Peter Duelli.



Abb. 155: Nevrorthidae: *Nevrorthus apatelios* Aspöck H., Aspöck U. & Hölzel, 1977, Italien, Friuli. Die Imagines verstecken sich tagsüber im überhängenden Blätterdach saubere Bergbächlein säumender Laubbäume. Foto: Peter Sehnal. VFlL: 7 mm

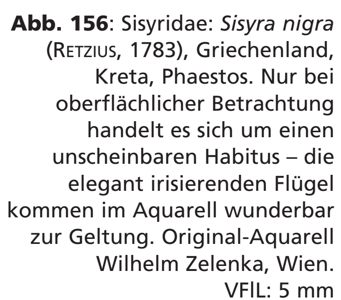


Abb. 156: Sisyridae: *Sisyra nigra* (Retzius, 1783), Griechenland, Kreta, Phaestos. Nur bei oberflächlicher Betrachtung handelt es sich um einen unscheinbaren Habitus – die elegant irisierenden Flügel kommen im Aquarell wunderbar zur Geltung. Original-Aquarell Wilhelm Zelenka, Wien. VFlL: 5 mm



© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at



Abb. 157: Sisyridae: *Sisyra dalii* McLachlan, 1866, Spanien, 6 km SE Irun, Rio Bidasoa. In „meditativer Versunkenheit".
Foto: Peter Duelli. VFlL: 5 mm



Abb. 158: Hemerobiidae: *Micromus variegatus* (Fabricius, 1793), Österreich. Ein Prototyp der Unauffälligkeit! Foto: Michael Stelzl. VFlL: 6 mm



Abb. 159: Dilaridae: *Nallachius pulchellus* (Banks, 1938), ♀, USA, Arizona, Portal. Die ♀ haben einen langen Ovipositor. Foto: Johannes Gepp. VFlL: 4 mm

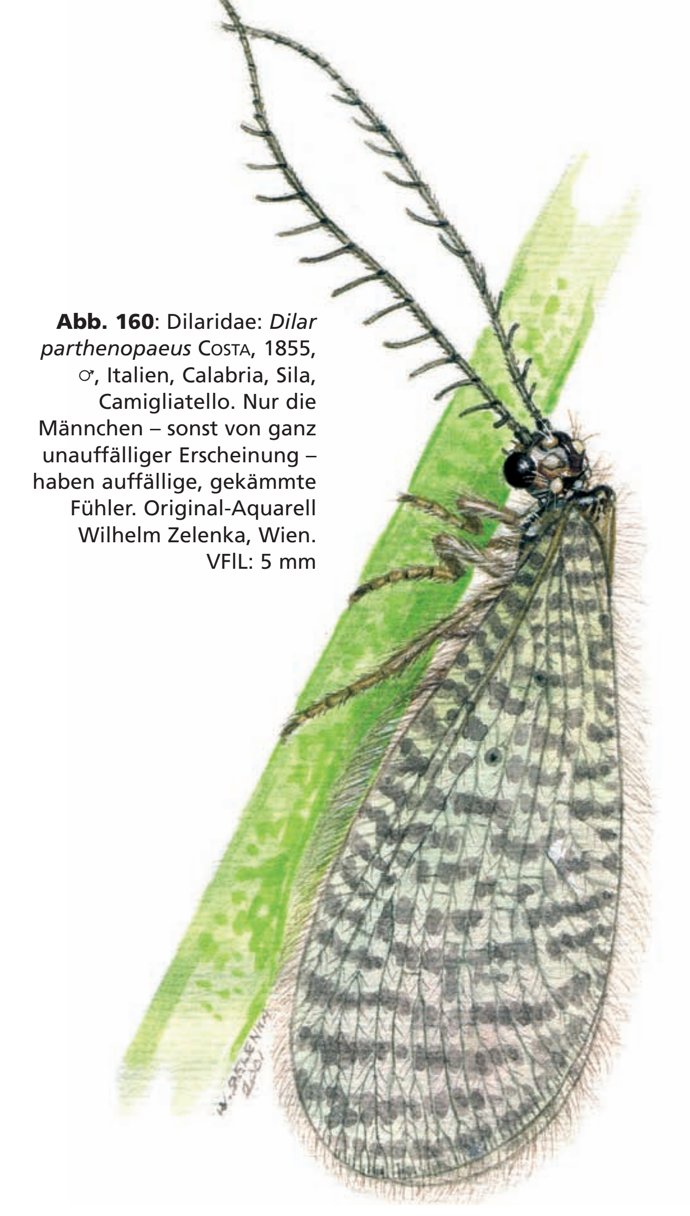


Abb. 160: Dilaridae: *Dilar parthenopaeus* Costa, 1855, ♂, Italien, Calabria, Sila, Camigliatello. Nur die Männchen – sonst von ganz unauffälliger Erscheinung – haben auffällige, gekämmte Fühler. Original-Aquarell Wilhelm Zelenka, Wien. VFlL: 5 mm



Abb. 161: Nemopteridae: *Nemoptera rachelii* Aspöck U., Letardi & H. Aspöck, 2006, Paratypus, ♀, Iran, Yazd, Baqe-Shadi. Die meisten Vertreter der Familie haben eine hyaline Flügelmembran. Nur die Arten der mediterran verbreiteten Gattung *Nemoptera* sind „bunt". Die Entdeckung von *N. rachelii* im Iran war daher eine große Überraschung. Foto: Harald Schillhammer. VFlL: 30 mm

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at



Abb. 162: Nemopteridae: *Chasmoptera superba* TILLYARD, 1925, ♂, Australien, Western Australia, N Perth. Anmut und Schönheit. Foto: Peter Duelli. VFlL: 22 mm

dieses Genus, *Nemoptera rachelii* U. ASPÖCK & LETARDI & H. ASPÖCK, 2006, im Iran, in den Bergen um die Stadt Shiraz, entdeckt werden konnte (Abb. 161). Es mutet anekdotisch an, dass wir bei der ersten Konfrontation an eine Chimäre (künstlich kombinierte und montierte Teile von bekannten Arten) dachten, so groß war unsere Überraschung!

Chasmoptera superba TILLYARD, 1925, Westaustralien, Abb. 162, ein gelungener Schnappschuss – oder ist da noch etwas? Warum ist Euch der lateinische Name dieses Neuropterons so wichtig? Und die Suche nach sekundären Geschlechtsmerkmalen in Form von Drüsenausgängen, emporragenden Genitalskleriten und langem Rostrum, und, und, …? Genügt es nicht, dass hier ein Geschöpf in Schönheit und Anmut Antennen, Flügel, Abdomen, Beine, einfach sich selbst ins All hält, im Lot mit sich und der Ewigkeit, all dieses großäugig bündelnd …

8. Die Zukunft der Neuropterologie

Die molekulare Systematik wird im Zuge labortechnischer Fortschritte zur immer schnelleren und pragmatischen Klaviatur unserer Analysen emanzipieren. Plausibilitätskontrolle (Abb. 163) ist allerdings angesagt, doch wer kennt hier noch die Organismen? Eine Renaissance der klassischen Disziplinen, sie findet längst statt, wäre sie rein molekular induziert – sie käme zu spät, Systematiker und Taxonom wird man nicht durch einen Blitzkurs von heute auf morgen. Das Bemühen um digitale, reich bebilderte Bestimmungsschlüssel zeigt den richtigen Weg, die schönsten Fotografien sind gut genug, diagnostische Zeichnungen unverzichtbar. Geförderte Projekte für Jungentomologen sind die Vision.

Indikatorarten sind ein sensibles Phänomen, zu dem die Neuropterologie in Relation zur Kleinheit der Gruppe viel beizutragen hat: *Nevrorthus*-Arten sind Indikatoren für die Qualität von kleinen Gebirgsgewässern, ihre kiemenlosen Larven atmen durch die Körperoberfläche und sind auf sauerstoffreiches Wasser angewiesen. Die paläarktischen *Osmylus*-Arten leben an Fließgewässerrändern, wo es sie noch gibt, ist die Welt in Ordnung. *Mantispa styriaca* zeigt möglicherweise postglaziale Klimaschwankungen in Europa an. Ihre historisch belegten mosaikartigen Vorkommen im Bereich ihrer nördlichen Verbreitungsgrenze in Deutschland sind ein Indiz dafür. Der viel strapazierte Satz, dass das Vorkommen dieser wärmeliebenden Art dem des Weinbaus ähnelt, hat einen Schönheitsfehler: der Wein ist viel robuster und wird die *Mantispa* womöglich überleben, bevor wir in ihren feinsinnigen Parametern gelesen haben.

Arealverschiebungen in Zusammenhang mit Klimaschwankungen werden für die Existenz so mancher Art zur Gratwanderung.

Der Einsatz von Neuropteren im integrierten Pflanzenschutz hat die Kinderkrankheiten längst hinter sich gelassen, ist aber auf wenige Arten, wie z. B. jene des *Chrysoperla carnea*-Komplexes, oder diverse Hemerobiidae fixiert. Die Auswahl neuer potenzieller Kandidaten erfordert subtile Kenntnisse der Entwicklungszyklen – dabei hat das Zeitalter der Larven gerade erst begonnen – und Kenntnisse der Ökologie und Biologie – und wird doch längst überrollt von transgenen Pflanzen. Ein anthropogenes evolutionäres Ringelspiel, aus dem nicht ausgestiegen werden darf!

Das Phänomen der sympatrischen Speziation wurde bisher generell unterschätzt, das gilt wohl auch für Neuropterida. Nearktische Arten des *Chrysoperla carnea*-Komplexes sind als eines der Paradebeispiele in die große Szene „Speziation“ eingegangen (TAUBER C.A. & M.J. TAUBER 1989). Es darf angenommen werden, dass es unter den Neuropteren noch zahlreiche unerkannte Spezies-Komplexe gibt, deren Speziationsprozesse auszuloten sind. Dieses lokale Grenzgängertum im Mosaik schillernder Populationen aufzudecken, ist eine große Herausforderung.

Kaum überzubewerten ist die Bedeutung der Phylogeographie der Neuropterida, sie steht erst in ihren Anfängen, wird sie doch die Parameter für die Genese rezenter Verbreitungsmuster und Artbegrenzungen liefern.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

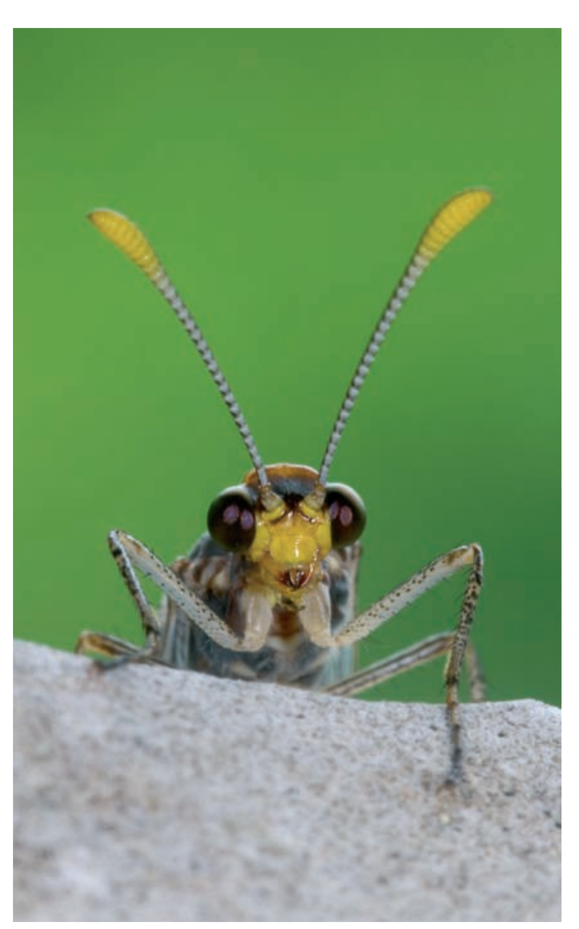


Abb. 163: Myrmeleontidae: *Megistopus flavicornis* (Rossi, 1790), Österreich, Burgenland, Neusiedl. Blick in die Zukunft … Foto: Heiko Bellmann. VFlL: 22 mm

Hic et nunc aber gilt:

- Der Wettlauf der Entdeckung neuer Arten, bevor sie ausgestorben sind,
- Erfassung der Verbreitungsareale bekannter Arten, bevor sie verdrängt oder ausgerottet werden,
- Verfolgen rezenter Ausbreitungsbewegungen,
- Studium der präimaginalen Stadien,
- Alphataxonomie und phylogenetische Analysen sollen zukünftig nicht so entkoppelt laufen wie bisher: Synthese ist angesagt!

9. Zusammenfassung

Die Neuropterida – sie umfassen die Ordnungen Raphidioptera, Megaloptera und Neuroptera – gehören zu den urtümlichsten Endopterygota, den Insekten mit vollkommener Entwicklung, und sind mit ihren etwa 6.300 beschriebenen und vermutlich 10.000 tatsächlich existierenden rezenten Arten so etwas wie lebende Fossilien. Unglaublich reiche und mannigfaltige Fossilfunde, die Heterogenität der rezenten Formen, die geringe Artenzahl vieler Familien sowie häufig durch Vikarianz geprägte Verbreitungsmuster signalisieren, dass die Blütezeit der Neuropterida längst vorbei ist und ihr „Goldenes Zeitalter" vermutlich mit dem Mesozoikum zu Ende ging.

Die Phylogenie der Neuropterida ist alles andere als geklärt, das zeigen diskrepante morphologische und molekularsystematische Stammbäume. Zur Charakterisierung des Phänomens Neuropterida werden biologische, ökologische, morphologische, systematische und biogeographische Facetten an ausgewählten Beispielen dargestellt und in phylogenetischem Kontext betrachtet. Die Hypothese einer gemeinsamen Stammart von Megaloptera + Neuroptera mit aquatischer Larve beeinflusst auch die Lesrichtung aquatischer / terrestrischer Larven innerhalb der Neuroptera; in diesem Zusammenhang spielt Kryptonephrie eine wichtige Rolle. Auch die Evolution der larvalen Saugzangen der Neuroptera wird aus der Hypothese einer gemeinsamen Stammart von Megaloptera und Neuroptera abgeleitet (Argumente: Versenkung der Cardines in die Kopfkapsel und Verlängerung der Stipites). Die Homologisierung der Genitalsklerite könnte Argumente zur Lösung von Konflikten, die sich aus diskrepanten Stammbäumen ergeben, liefern. Die Oszillogramme „stummer Gesänge" bei Chrysopidae eröffnen nicht nur Einblick in Partnererkennung, sondern ermöglichen auch Artdifferenzierung bei morphologisch schwer oder gar nicht identifizierbaren Taxa (des *Chrysoperla carnea*-Komplexes). Die bei Berothiden, Rhachiberothiden und Mantispiden beobachtete Hypermetamorphose ist durchaus unterschiedlich ausgeprägt, dennoch ist sie ein zusätzliches Kriterium der Verwandtschaft dieser Familien. Mimikry und Mimese bei Neuropteren sind vielfältig wie die Gruppe selbst – eine Analyse dieser Phänomene ist noch lange nicht abgeschlossen. Die Erforschung der Neuropterida hat durch die Molekularbiologie neue und wesentliche Anstöße bekommen, sie wird auch die Zukunft der Neuropterologie prägen.

Schlüsselwörter: Neuropterida, Raphidioptera, Megaloptera, Neuroptera, Systematik, Biogeographie, Biodiversität, Kryptonephrie, Saugzangen, Genitalsklerite, Drüsen, Oszillogramme, Hypermetamorphose, Mimikry, Mimese.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

10. Dank

Vorweg wollen wir Herrn Mag. Fritz Gusenleitner (Linz) für die Möglichkeit der großzügigen Ausstattung unseres Beitrags und die souveräne redaktionelle Betreuung des Manuskripts unseren herzlichen Dank aussprechen.

Fotografien wurden uns von folgenden Personen zur Verfügung gestellt oder für uns aktuell angefertigt: Mag. Franziska Anderle (Wien), Dr. Heiko Bellmann (Ulm), Univ.-Prof. Dr. Peter Duelli (Zürich), Dr. Reinhard Gaedike (Deutsches Entomologisches Institut, [damals] Eberswalde), Univ.-Doz. Dr. Johannes Gepp (Graz), Dr. J.C. Montgomery (Hawaii), PD Dr. Michael Ohl (Berlin), Hubert Rausch (Scheibbs), Dr. Harald Schillhammer (Wien), Alice Schumacher (Wien), Peter Sehnal (Wien), Dr. Michael Stelzl (Graz). Die Originalaquarelle stammen von dem Wiener Entomologen Wilhelm Zelenka. Der Stammbaum der Insekten wurde von Kriemhild Repp (Wien) grafisch betreut. Die Grafiken der Vibrationsmuster der Partnergesänge der *Chrysoperla*-Arten wurden uns von Prof. Dr. Charles S. Henry (Univ. of Connecticut, Storrs) zur Verfügung gestellt. Unterstützung bei der Identifizierung einiger Spezies erhielten wir von Prof. Herbert Hölzel (Brückl), Prof. Dr. Mervyn W. Mansell (Pretoria), PD Dr. Michael Ohl (Berlin), Prof. Dr. John Oswald (College Station, Texas), der uns auch rezente Spezies-Zahlen aus seiner Datenbank überlassen hat, und Prof. R. Roberto Pantaleoni (Sassari). Dr. John Plant (Wien) hat den Abstract kritisch gelesen. Bibliothekarische Hilfe am NHM Wien erhielten wir von Wolfgang Brunnbauer, Andrea Kourgli und Mag. Dominique Zimmermann. Ihnen allen danken wir sehr herzlich.

Unseren Dank an Mag. Franziska Anderle für die grafische Gestaltung der Abbildungen und für ihren unermüdlichen und verlässlichen Einsatz möchten wir ganz besonders hervorheben.

11. Literatur

ADAMS P.A. (1969): A new genus and species of Osmylidae (Neuroptera) from Chile and Argentina, with a discussion of Planipennian genitalic homologies. — Postilla **141**: 1-11.

ANDERSEN S. (2001): Silky lacewings (Neuroptera: Psychopsidae) from the Eocene-Paleocene transition of Denmark with a review of the fossil record and comments on phylogeny and zoogeography. — Insect Systematics and Evolution **32**: 419-438.

ANSORGE J. (2001): *Dobbertinia reticulata* HANDLIRSCH 1920 from the Lower Jurassic of Dobbertin (Mecklenburg/Germany) – the oldest representative of Sialidae (Megaloptera). — Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte **2001** (9): 553-564.

ASPÖCK H. (1998): Distribution and biogeography of the order Raphidioptera: updated facts and a new hypothesis. — In: PANELIUS S.P. (Ed.), Neuropterology 1997. Proceedings of the Sixth International Symposium on Neuropterology (13-16 July 1997, Helsinki, Finland). Acta Zoologica Fennica **209**: 33-44.

ASPÖCK H. (2000): Der endkreidezeitliche Impakt und das Überleben der Raphidiopteren. — Entomologica Basiliensia **22**: 223-233.

ASPÖCK H. (2004): Kamelhalsfliegen – lebende Fossilien: Eine der Endkreide-Katastrophe entkommene Tiergruppe. — Verhandlungen Westdeutscher Entomologentag, Düsseldorf 2002: 1-6.

ASPÖCK H., ASPÖCK U. & H. HÖLZEL (1980): Die Neuropteren Europas. Eine zusammenfassende Darstellung der Systematik, Ökologie und Chorologie der Neuropteroidea (Megaloptera, Raphidioptera, Planipennia) Europas. Mit 96 Bestimmungsschlüsseln, 12 Tabellen, 913 Strichzeichnungen, 259 Fotografien, 26 Aquarellen und 222 Verbreitungskarten. 2 Vols. — Goecke und Evers, Krefeld, 1-495 & 1-355.

ASPÖCK H., ASPÖCK U. & H. RAUSCH (1991): Die Raphidiopteren der Erde. Eine monographische Darstellung der Systematik, Taxonomie, Biologie, Ökologie und Chorologie der rezenten Raphidiopteren der Erde, mit einer zusammenfassenden Übersicht der fossilen Raphidiopteren (Insecta: Neuropteroidea). 2 Vols. — Goecke & Evers, Krefeld, 730pp.& 550pp.

ASPÖCK U. (1983): Das Genus *Berotha* WALKER (Neuropteroidea: Planipennia: Berothidae). — Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien **84B**: 463-478.

ASPÖCK U. (1992): Crucial points in the phylogeny of the Neuroptera (Insecta). — In: CANARD M., ASPÖCK H. & M.W. MANSELL (Eds), Current Research in Neuropterology. Proceedings of the Fourth International Symposium on Neuropterology (24-27 June 1991, Bagnères-de-Luchon, Haute-Garonne, France): 63-73.

ASPÖCK U. (1993): Geklärtes und Ungeklärtes im System der Neuroptera (Insecta: Holometabola). — Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie **8**: 451-456.

ASPÖCK U. (1995): Neue Hypothesen zum System der Neuropterida. — Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie **10**: 633-636.

ASPÖCK U. (2002): Male genital sclerites of Neuropterida: an attempt at homologisation (Insecta: Holometabola). — Zoologischer Anzeiger **241**: 161-171.

ASPÖCK U. (2004): *Austroneurorthus horstaspoecki* nov.spec. – eine neue Art der Familie Nevrorthidae aus Australien

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

(Neuropterida: Neuroptera). — In: Aspöck U. (wiss. Red.), Entomologie und Parasitologie. Festschrift zum 65. Geburtstag von Horst Aspöck. Denisia **13**: 177-182.

Aspöck U. & H. Aspöck (1984): Die Berothiden Australiens (und Neuseelands) II: Die Genera *Trichoma* Tillyard, *Trichoberotha* Handschin, *Protobiella* Tillyard und *Austroberothella* n.g. (Neuropteroidea: Planipennia: Berothidae). — Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen **36**: 65-85.

Aspöck U. & H. Aspöck (1997): Studies on new and poorly-known Rhachiberothidae (Insecta: Neuroptera) from subsaharan Africa. — Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien **99B**: 1-20.

Aspöck U. & H. Aspöck (1999): Kamelhälse, Schlammfliegen, Ameisenlöwen. Wer sind sie? (Insecta: Neuropterida: Raphidioptera, Megaloptera, Neuroptera). — Stapfia **60**: 1-34.

Aspöck U. & H. Aspöck (1997): Studies on new and poorly-known Rhachiberothidae (Insecta: Neuroptera) from subsaharan Africa. — Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien **99B**: 1-20.

Aspöck U. & H. Aspöck (2004): Two significant new snakeflies from Baltic amber, with discussion on autapomorphies of the order and its included taxa (Raphidioptera). — Systematic Entomology **29**: 11-19.

Aspöck U. & H. Aspöck (2005a): Neuropterida (Neuropteroidea, Neuroptera sensu lato), Ordnungen 28-30. — In: Dathe H.H. (Hrsg.), 5. Teil: Insecta. In: Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Begründet von A. Kaestner. Zweite Auflage. Korrigierter Nachdruck. H.-E. Gruner (Hrsg.): Band I: Wirbellose Tiere. Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg, Berlin, 540-541 & 887-888.

Aspöck U. & H. Aspöck (2005b): 28. Ordnung Raphidioptera, Kamelhalsfliegen. — In: Dathe H.H. (Hrsg.), 5. Teil: Insecta. In: Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Begründet von A. Kaestner. Zweite Auflage. Korrigierter Nachdruck. H.-E. Gruner (Hrsg.): Band I: Wirbellose Tiere. Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg, Berlin, 542-552 & 888-889.

Aspöck U. & H. Aspöck (2005c): 29. Ordnung Megaloptera, Großflügler, Schlammfliegen. — In: Dathe H.H. (Hrsg.), 5. Teil: Insecta. In: Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Begründet von A. Kaestner. Zweite Auflage. Korrigierter Nachdruck. H.-E. Gruner (Hrsg.): Band I: Wirbellose Tiere. Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg, Berlin, 552-564 & 889-890.

Aspöck U. & H. Aspöck (2005d): 30. Ordnung Neuroptera (Planipennia), Netzflügler. — In: Dathe H.H. (Hrsg.), 5. Teil: Insecta. In: Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Begründet von A. Kaestner. Zweite Auflage. Korrigierter Nachdruck. H.-E. Gruner (Hrsg.): Band I: Wirbellose Tiere. Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg, Berlin, 564-584 & 890-892.

Aspöck U. & H. Aspöck (2007): Phylogenetic relevance of the genital sclerites of Neuropterida (Insecta: Holometabola). — Systematic Entomology **32**: 1-31.

Aspöck U., Aspöck H. & E. Haring (2003): Phylogeny of the Neuropterida – morphological evidence and the molecular advocatus diaboli. — Entomologische Abhandlungen, Staatliches Museum für Tierkunde in Dresden **61**: 157-158.

Aspöck U. & M.W. Mansell (1994): A revision of the family Rhachiberothidae Tjeder, 1858, stat.n. (Neuroptera). — Systematic Entomology **19**: 181-206.

Aspöck U., Plant J.D. & H.L. Nemeschkal (2001): Cladistic analysis of Neuroptera and their systematic position within the Neuropterida (Insecta: Holometabola: Neuropterida: Neuroptera). — Systematic Entomology **26**: 73-86.

Azar D., Nel A. & M. Solignac (2000): A new Coniopterygidae from the Lebanese amber. — Acta Geológica Hispanica **35**: 31-36.

Barnard P.C. & T.R. New (1986): The male of *Rapisma burmanum* Navás (Neuroptera: Rapismatidae). — Neuroptera International **4**: 125-127.

Beier M. (1935): Anton Handlirsch. — Konowia **14**: 340-347.

Beutel R.G. & S. Gorb (2001): Ultrastructure of attachment specializations of hexapods (Arthropoda): evolutionary patterns inferred from a revised ordinal phylogeny. — Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research **39** (4): 177-207.

Brauer F. (1851): Beschreibung und Beobachtung der österreichischen Arten der Gattung *Chrysopa*. — Naturwissenschaftliche Abhandlungen, gesammelt und durch Subscription herausgegeben von Wilhelm Haidinger **4** (4): 1-12.

Brauer F. (1855): Beiträge zur Kenntniss der Verwandlung der Neuropteren. — Verhandlungen des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien **5**: 479-484.

Brauer F. (1869): Beschreibung der Verwandlungsgeschichte der *Mantispa styriaca* Poda und Betrachtungen über die sogenannte Hypermetamorphose Fabre's. — Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien **19**: 831-840.

Brauer F. & F. Löw (1857): Neuroptera austriaca. Die im Erzherzogthum Oesterreich bis jetzt aufgefundenen Neuropteren nach der analytischen Methode zusammengestellt, nebst einer kurzen Charakteristik aller europäischen Neuropteren-Gattungen. — C. Gerold's Sohn: Wien. xxiii + 1-80.

Brushwein J.R. (1987a): Bionomics of *Lomamyia hamata* (Neuroptera: Berothidae). — Annals of the Entomological Society of America **80**: 671-679.

Brushwein J.R. (1987b): Observations on *Lomamyia longicollis* (Neuroptera: Berothidae) in South Carolina. — Journal of the Kansas Entomological Society **60**: 150-152.

Carpenter F.M. (1929): A Jurassic neuropteran from the lithographic limestone of Bavaria. — Psyche **36**: 190-194.

Carpenter F.M. (1956): The Baltic amber snake-flies (Neuroptera). — Psyche **63**: 77-81.

Carpenter F.M. (1992): Treatise on Invertebrate Paleontology. Part R. Arthropoda 4. Vols. 3 and 4: Superclass Hexapoda. — The Geological Society of America and The University of Kansas, xxi + 1-277 [vol 3], ii + 279-655 [vol 4].

Cockerell T.D.A (1907): Some old world types of insects in the Miocene of Colorado. — Science **26**: 33-58.

Comstock J.H. (1918): The wings of insects. — Comstock Publishing Co., Ithaca, New York, xviii + 1-430.

Curtis J. (1824-1839): British entomology; being illustrations and descriptions of the genera of insects found in Great Britain and Ireland: containing coloured figures from nature of the most rare and beautiful species, and in many instances of the plants upon which they are found. — London, 16 vol. + 770 tab.

Dobosz R. & W. Krzeminski (2000): A new species of the Coniopterygidae (Neuroptera) from Baltic amber. — Polskie Pismo Entomologiczne **69**: 219-224.

Dobruskina I.A., Ponomarenko A.G. & A.P. Rasnitsyn (1997): Nakhodki iskopaemykh nasekomykh v Izraile [=Fossil in-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

sects from Israel]. — Paleontologicheskii Zhurnal, Moscow **1997** (5): 91-95.

DUELLI P. (1999): Honigtau und stumme Gesänge: Habitat- und Partnersuche bei Florfliegen (Neuroptera: Chrysopidae). — Stapfia **60**: 35-48.

DUELLI P. (2004): Der Glenofinger, eine spektakuläre prothorakale Drüse bei einer afrotropischen Florfliege (Neuroptera, Chrysopidae). — In: ASPÖCK U. (wiss. Red.), Entomologie und Parasitologie. Festschrift zum 65. Geburtstag von Horst Aspöck. Denisia **13**: 173-175.

DUELLI P., HENRY C.S. & J.B. JOHNSON (1996): Kryptische Arten am Beispiel der Florfliegen: eine Herausforderung für die Systematik, die angewandte Entomologie und den Naturschutz (Neuroptera, Chrysopidae). — Verhandlungen des 14. Internationalen Symposiums für Entomofaunistik in Mitteleuropa (SIEEC, 4-9 September 1994, München), 383-387.

DUELLI P. & J.B. JOHNSON (1982): Behavioral origin of tremulation, and possible stridulation, in green lacewings (Neuroptera, Chrysopidae). — Psyche **88**: 375-381.

ENDERLEIN G. (1906): Monographie der Coniopterygiden. — Zoologische Jahrbücher (Abt. Systematik, Geographie und Biologie) **23**: 173-242.

ENGEL M.S. (1995): A new fossil snake-fly species from Baltic amber (Raphidioptera: Inocelliidae). — Psyche **102**: 187-193.

ENGEL M.S. (1999): The first fossil of a pleasing lacewing (Neuroptera: Dilaridae). — Proceedings of the Entomological Society of Washington **101**: 822-826.

ENGEL M.S. (2002a): The smallest snakefly (Raphidioptera: Mesoraphidiidae): A new species in Cretaceous amber from Myanmar with a catalog of fossil snakeflies. — American Museum Novitates **3363**: 1-22.

ENGEL M.S. (2002b): A new dustywing (Neuroptera: Coniopterygidae) in Turonian amber from New Jersey, with a reassessment of Glaesoconis in Neocomian amber from Lebanon. — Journal of the Kansas Entomological Society **75**: 38-42.

ENGEL M.S. (2003): A new Eocene-Oligocene snakefly from Florissant, Colorado (Raphidioptera: Raphidiidae). — Transactions of the Kansas Academy of Science **106**: 124-128.

ENGEL M.S. (2004a): Thorny lacewings (Neuroptera: Rhachiberothidae) in Cretaceous amber from Myanmar. — Journal of Systematic Palaeontology **2**: 137-140.

ENGEL M.S. (2004b): The dustywings in Cretaceous Burmese amber (Insecta: Neuroptera: Coniopterygidae). — Journal of Systematic Palaeontology **2**: 133-136.

FAULKNER D.K. (1990): Current knowledge of the biology of the moth-lacewing Oliarces clara Banks (Insecta: Neuroptera: Ithonidae). — In: MANSELL M.W. & H. ASPÖCK, Advances in Neuropterology. Proceedings of the Third International Symposium on Neuropterology (3-4 February 1988, Berg en Dal, Kruger National Park, South Africa). South African Department of Agricultural Development, Pretoria, 197-203.

FERRIS G.F. (1940): The morphology of *Plega signata* (HAGEN) (Neuroptera: Mantispidae). — Microentomology **5**: 33-56.

GAUMONT J. (1976): L'appareil digestif des larves de Planipennes. — Annales des Sciences Naturelles, Zoologie et Biologie animale **18**: 145-250.

GORDH G. & D. HEADRICK (2001): A dictionary of entomology. — Wallingford, Oxon, UK ; New York, NY, USA: CABI Pub., 2000: 1-1032.

GRIMALDI D.A. (2000): A diverse fauna of Neuropterodea in amber from the Cretaceous of New Jersey. — In: GRIMALDI D. (Ed.), Studies on Fossils in Amber, with Particular Reference to the Cretaceous of New Jersey. Backhuys Publishers, Leiden, the Netherlands, 259-303.

GRIMALDI D.A., ENGEL M.S. & P.C. NASCIMBENE (2002): Fossiliferous Cretaceous amber from Myanmar (Burma): its rediscovery, biotic diversity, and paleontological significance. — American Museum Novitates **3361**: 1-72.

GRIMALDI D.A. & M.S. ENGEL (2005): Evolution of the insects. — Cambridge University Press, Cambridge, UK, xv + 1-755.

HAGEN H.A. (1856): Die im Bernstein befindlichen Neuropteren der Vorwelt bearbeitet von F. J. Pictet-Baraban und Dr. H. Hagen. — In: BERENDT G.C. (Hrsg.), Die im Bernstein befindlichen organischen Reste der Vorwelt gesammelt, in Verbindung mit mehreren bearbeitet und herausgegeben von Dr. Georg Carl Berendt, Bd. 2. Nicholaische Buchhandlung, Berlin, 41-125.

HAGEN H.A. (1867): Notes on the genus *Raphidia*. — Transactions of the Entomological Society of London **15**: 493-499.

HANDLIRSCH A. (1905): Friedrich Moritz Brauer. — Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien **55**: 129-166.

HANDLIRSCH A. (1906-1908): Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. — W. Engelmann, Leipzig: 1-430.

HANDLIRSCH A. (1910): Canadian fossil insects. 5. Insects from the Tertiary lake deposits of the southern interior of British Columbia, collected by Mr. Lawrence M. Lambe, in 1906. — Contributions to Canadian Palaeontology **2**: 93-129.

HANDLIRSCH A. (1934): Insekten: Paläontologie. — In: Handwörterbuch der Naturwissenschaften, 2. Aufl., Vol. **5**, 648-655.

HANDLIRSCH A. & M. BEIER (1936): 22. Ordnung der Pterygogenea: Neuroptera – Netzflügler. — In: KÜKENTHAL W. (Hrsg.), Handbuch der Zoologie, Vol. (2) **2**. Walter de Gruyter, Berlin und Leipzig, 1414-1466.

HARING E. & U. ASPÖCK (2004): Phylogeny of the Neuropterida: a first molecular approach. — Systematic Entomology **29**: 415-430.

HENNIG W. (1953): Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. — Beiträge zur Entomologie **3**: 1-85.

HENNIG W. (1969): Die Stammesgeschichte der Insekten. — W. Kramer, Frankfurt am Main: 1-436.

HENNIG W. (1981): Insect phylogeny. — John Wiley & Sons, New York: 1-514.

HENRY C.S. (1979): Acoustical communication during courtship and mating in the green lacewing *Chrysopa carnea* (Neuroptera: Chrysopidae). — Annals of the Entomological Society of America **72**: 68-79.

HENRY C.S. (1983): Acoustic recognition of sibling species within the holarctic lacewing *Chrysoperla carnea* (Neuroptera, Chrysopidae). — Systematic Entomology **8**: 293-301.

HENRY C.S., WELLS M.M. & R.J. PUPEDIS (1993): Hidden taxonomic diversity within *Chrysoperla plorabunda* (Neuroptera: Chrysopidae): two new species based on courtship songs. — Annals of the Entomological Society of America **86**: 1-13.

HENRY C.S., BROOKS S.J., THIERRY D., DUELLI P. & J.B. JOHNSON (2001): The common green lacewing (*Chrysoperla carnea* s. lat.) and the sibling species problem. — In: MCEWEN P.K., NEW

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

T.R. & A.E. WHITTINGTON (Eds), Lacewings in the Crop Environment, Cambridge University Press, Cambridge, England, 29-42.

HENRY C.S., BROOKS S.J., DUELLI P. & J.B. JOHNSON (2002): Discovering the true *Chrysoperla carnea* (STEPHENS) (Insecta: Neuroptera: Chrysopidae) using song analysis, morphology, and ecology. — Annals of the Entomological Society of America **95**: 172-191.

HENRY C.S., BROOKS S.J., DUELLI P. & J.B. JOHNSON (2003): A lacewing with the wanderlust: the European song species 'Maltese', *Chrysoperla agilis* sp.n., of the carnea group of *Chrysoperla* (Neuroptera: Chrysopidae). — Systematic Entomology **28**: 131-148.

HENRY C.S. & M.L.M. WELLS (2006): Testing the ability of males and females to respond to altered songs in the dueting green lacewing, *Chrysoperla plorabunda* (Neuroptera: Chrysopidae). — Behavioral Ecology and Sociobiology **61**: 39-51.

HOFFMAN K.M. & J.R. BRUSHWEIN (1989): Species of spiders (Araneae) associated with the immature stages of *Mantispa pulchella* (Neuroptera: Mantispidae). — Journal of Arachnology **17**: 7-14.

HÖRNSCHEMEYER T. (1998): Morphologie und Evolution des Flügelgelenks der Coleoptera und Neuropterida. — Bonner Zoologische Monographien **43**: 1-126.

JACOBS W. & M. RENNER (1988): Biologie und Ökologie der Insekten. 2. Aufl. — Stuttgart, G. Fischer: 1-690.

JOHNSON J.B. & K.S. HAGEN (1981): A neuropterous larva uses an allomone to attack termites. — Nature, London **289**: 506-507.

KALTENBACH A. (1982): Mantodea. — Fauna of Saudi Arabia **4**: 29-72.

KÉLER S. (1963): Entomologisches Wörterbuch mit besonderer Berücksichtigung der morphologischen Terminologie. 3rd ed. — Akademie-Verlag, Berlin: 1-774.

KILLINGTON F.J. (1936): A monograph of the British Neuroptera. Vol. **1**. — Ray Society, London, xi + 1-269.

KILLINGTON F.J. (1937): A monograph of the British Neuroptera. Vol. **2**. — Ray Society, London, xii + 1-306.

KLIMASZEWSKI J. & D.K.MCE. KEVAN (1986): A new lacewing-fly (Neuroptera: Planipennia) from Canadian Cretaceous Amber, with an analysis of its fore wing characters. — Entomological News, Philadelphia **97**: 124-132.

KRISTENSEN N.P. (1991): Phylogeny of Extant Hexapods. — In: NAUMANN I.D. (chief Ed.), The Insects of Australia. 2nd edition. — Melbourne University Press: 125-140.

KRISTENSEN N.P. (1995): Forty years' insect phylogenetic systematics. — Zoologische Beiträge (N.F.) **36** (1): 83-124.

KRÜGER L. (1923): *Neuroptera succinica baltica*. Die im baltischen Bernstein eingeschlossenen Neuropteren des Westpreussischen Provinzial-Museums (heute Museum für Naturkunde und Vorgeschichte) in Danzig. — Stettiner Entomologische Zeitung **84**: 68-92.

KUTALEK R. & A. PRINZ (2004): Ethnoentomologie Afrikas – Insekten in traditioneller Therapie und Prophylaxe. — In: ASPÖCK U. (wiss. Red.), Entomologie und Parasitologie. Festschrift zum 65. Geburtstag von Horst Aspöck. Denisia **13**: 529-539.

LAMBKIN K.J. (1986a): A revision of the Australian Mantispidae (Insecta: Neuroptera) with a contribution to the classification of the family. I. General and Drepanicinae. — Australian Journal of Zoology, Supplementary Series **116**: 1-142.

LAMBKIN K.J. (1986b): A revision of the Australian Mantispidae (Insecta: Neuroptera) with a contribution to the classification of the family. II. Calomantispinae and Mantispinae. — Australian Journal of Zoology, Supplementary Series **117**: 1-113.

LAMBKIN K.J. (1988): A re-examination of *Lithosmylidia* RIEK from the Triassic of Queensland with notes on Mesozoic 'osmylid-like' fossil Neuroptera (Insecta: Neuroptera). — Memoirs of the Queensland Museum **25**: 445-458.

LINNAEUS C. (1758): Systema natura per regna tria naturae secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. 10th Edition. Vol. **1**. — Salvii, Holmiae: 1-824.

LUCCHESE E. (1956): Ricerche sulla *Mantispa perla* PALLAS (Neuroptera Planipennia – Fam. Mantispidae). II. Contributo su nuovi reporti biologici e morfologici concernenti l'adulto, la larva della I. et… e la completa evoluzione di questa nella sua sede definitiva. — Annali della Facoltà di Agraria della [R.] Università degli Studi di Perugia **12**: 83-213.

MCLACHLAN R. (1866): A new genus of Hemerobidae, and a new genus of Perlidae. — Transactions of the Entomological Society of London **15**: 353-354.

MACLEOD E.G. (1964): A comparative morphological study of the head capsule and cervix of larval Neuroptera (Insecta). — Ph.D. dissertation. Harvard University, Cambridge, Massachusetts, USA., [iii] + 1-528.

MACLEOD E.G. (1970): The Neuroptera of the Baltic Amber. I. Ascalaphidae, Nymphidae, and Psychopsidae. — Psyche **77**: 147-180.

MAKARKIN V.N. (1990): Novye setchatokrylye (Neuroptera) iz verkhnego mela Azii [=New lacewings (Neuroptera) from the Upper Cretaceous of Asia]. — In: AKIMOV I.A. (Ed.), Novosti faunistiki i sistematiki. Sbornik nauchnyhk trudov [=News of faunistics and systematics. Collected scientific papers]. Naukova Dumka Publ., Kiev, 63-68.

MAKARKIN V.N. (1996): Fossil Neuroptera of the Lower Cretaceous of Baisa, East Siberia. Part 5. Mantispidae. — Russian Entomological Journal [=Russkii Entomologicheskii Zhurnal] **5**: 91-93.

MAKARKIN V.N. (1998): New Tertiary Neuroptera (Insecta) from the Russian far east. — Tertiary Research **18**: 77-83.

MALICKY H. (1984): Ein Beitrag zur Autökologie und Bionomie der aquatischen Netzflüglergattung *Neurorthus* (Insecta, Neuroptera, Neurorthidae). — Archiv für Hydrobiologie **101**: 231-246.

MANSELL M.W. (1973): The first record of a larval nemopterid from southern Africa (Neuroptera: Nemopteridae: Nemopterinae). — Journal of the Entomological Society of Southern Africa **36**: 133-137.

MARTINS-NETO R.G. (1997): Neurópteros (Insecta, Planipennia) da Formaçao Santana (Cretáceo Inferior), Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. X – Descriçao de novos táxons (Chrysopidae, Babinskaiidae, Myrmeleontidae, Ascalaphidae e Psychopsidae). — Revista da Universidade de Guarulhos, Série Ciências Exatas e Technológicas **2** (4): 68-83.

MARTINS-NETO R.G. (2000): Remarks on the neuropterofauna (Insecta, Neuroptera) from the Brazilian Cretaceous, with keys for the identification of the known taxa. — Acta Geológica Hispanica **35**: 97-118.

MARTYNOV A.V. (1925): To the knowledge of fossil insects from Jurassic beds in Turkestan. 1. Raphidioptera. — Izvestiya Akademii Nauk SSSR **(6)** 19: 233-246.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

MEINANDER M. (1972): A revision of the family Coniopterygidae (Planipennia). — Acta Zoologica Fennica **136**: 1-357.

MEINANDER M. (1975): Fossil Coniopterygidae (Neuroptera). — Notulae Entomologicae **55**: 53-57.

MEINANDER M. (1998): Coniopterygidae (Neuroptera) in amber from the Dominican Republic. — Journal of Neuropterology **1**: 33-36.

MICKOLEIT G. (1973): Über den Ovipositor der Neuropteroidea und Coleoptera und seine phylogenetische Bedeutung (Insecta, Holometabola). — Zeitschrift für Morphologie der Tiere **74**: 37-64.

MINELLI A., BRENA C., DEFLORIAN G., MARUZZO D. & G. FUSCO (2006): From embryo to adult. Beyond the conventional periodization of arthropod development. — Development Genes and Evolution **216** (7): 373-383.

MINTER L.R. (1990): A comparison of the eggs and first-instar larvae of Mucroberotha vesicaria Tjeder with those of other species in the families Berothidae and Mantispidae (Insecta: Neuroptera). — In: MANSELL M.W. & H. ASPÖCK (Eds), Advances in Neuropterology. Proceedings of the Third International Symposium on Neuropterology (3-4 February 1988, Berg en Dal, Kruger National Park, South Africa). South African Department of Agricultural Development, Pretoria: 115-129.

MINTER L.R. (1992): The egg and larval stages of Nallachius krooni Minter (Insecta: Neuroptera: Dilaridae). — In: CANARD M., ASPÖCK H. & M.W. MANSELL (Eds), Current Research in Neuropterology. Proceedings of the Fourth International Symposium on Neuropterology (24-27 June 1991, Bagnères-de-Luchon, Haute-Garonne, France). — Toulouse, France: 261-269.

MÜLLER Ph.L.St. (1775): Des Ritters Carl von Linné, Königlich Schwedischen Leibarztes vollständiges Natursystem nach der zwölften lateinischen Ausgabe und nach Anleitung des holländischen Houttuynischen Werks mit einer ausführlichen Erklärung ausgefertigt. Fünfter Theil. Von den Insecten. Bd. II. — G.N. Raspe, Nürnberg: 1-761 + reg. + 14 tab.

NAVÁS L. (1929): Insectos exóticos Neurópteros y afines del Museo Civico de Génova. — Annali del Museo Civico di Storia Naturale Giacomo Doria **53**: 354-389.

NEL A. (1988): Deux nouveaux Mantispidae (Planipennia) fossiles de l'Oligocène du sud-est de la France. — Neuroptera International **5**: 103-109.

NEL A. (1991): Noveaux insectes neuroptéroïdes fossiles de l'Oligocène de France (Neuroptera et Megaloptera). — Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Série 4, Section C (Sciences de la Terre Paléontologie, Géologie, Minéralogie) **12**: 327-349.

NEL A. (1993): Nouveaux raphidioptères fossiles du Cénozoïque de France et d'Espagne (Raphidioptera, Raphidiidae, Inocelliidae). — Ecole Pratique des Hautes Etudes, Biologie et Evolution des Insectes **6**: 99-108.

NEL A. & E. JARZEMBOWSKI (1997): New fossil Sisyridae and Nevrorthidae (Insecta: Neuroptera) from Eocene Baltic amber and Upper Miocene of France. — European Journal of Entomology **94**: 287-294.

NEL A., MENIER J.J., PLOËG G. DE, HODEBERT G. & L. DANVIN (2002a): Eosialis, a new alderfly genus in French Lowermost Eocene amber (Insecta, Megaloptera, Sialidae). — Geobios **35**: 313-319.

NEL A., MENIER J.J., WALLNER A., HODEBART G. & G. DE PLOËG (2002b): New fossil spongillaflies from the lowermost Eocene amber of France (Insecta, Neuroptera, Sisyridae). — Geodiversitas **25**: 109-117.

NEW T.R. (1986): A review of the biology of Neuroptera Planipennia. — Neuroptera International, Supplemental Series **1**: 1-57.

NEW T.R. (1989): Planipennia, Lacewings. — Handbuch der Zoologie, Vol. **4** (Arthropoda: Insecta), Part 30: 1-132.

NEW T.R. (2003): The Neuroptera of Malesia. Fauna Malesiana, Vol. **4**. — Brill, Leiden, viii + 1-204.

OHL M. (2004a): Annotated catalog of the Mantispidae of the World (Neuroptera). — Contributions on Entomology, International **5**: [ii+] 131-262.

OHL M. (2004b): A new wasp-mimicking species of the genus *Euclimacia* from Thailand (Neuroptera, Mantispidae). — In: ASPÖCK U. (wiss. Red.), Entomologie und Parasitologie. Festschrift zum 65. Geburtstag von Horst Aspöck. Denisia **13**: 193-196.

OSCHE G. (1973): Das Homologisieren als eine grundlegende Methode der Phylogenetik. – Aufsätze und Reden der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft **24**: 155-165.

OSWALD J.D. (1990): Raphidioptera. — In: GRIMALDI D.A. (Ed.), Insects from the Santana Formation, Lower Cretaceous, of Brazil. — Bulletin of the American Museum of Natural History **195**: 154-163.

OSWALD J.D. (1993a): Revision and cladistic analysis of the world genera of the family Hemerobiidae (Insecta: Neuroptera). — Journal of the New York Entomological Society **101**: 143-299.

OSWALD J.D. (1993b): Phylogeny, taxonomy, and biogeography of extant silky lacewings (Insecta: Neuroptera: Psychopsidae). — Memoirs of the American Entomological Society **40**: 1-65.

OSWALD J.D. (1999): The brown lacewing genus *Notiobiella* (Neuroptera: Hemerobiidae) from Dominican amber. — Journal of the New York Entomological Society **107**: 297-303.

OSWALD J.D. (2003): Index to the Neuropterida Species of the World. Version 1.00. — URL: http://entowww.tamu.edu/research/neuropterida/neur_sp_index/ins_search.html

OSWALD J.D. (2006): Bibliography of the Neuropterida. A Working Bibliography and Digital Library of the Literature of the Extant and Fossil Neuroptera, Megaloptera, and Raphidioptera (Insecta: Neuropterida) of the World. Version 7.06. — URL: http://entowww.tamu.edu/research/neuro pterida/neur_bibliography/bibhome.html

OSWALD J.D. & N.D. PENNY (1991): Genus-group names of the Neuroptera, Megaloptera and Raphidioptera of the world. — Occasional Papers of the California Academy of Sciences **147**: 1-94.

OWEN R. (1843): Lectures on the Comparative Anatomy and Physiology of the Invertebrate Animals Delivered at the Royal College of Surgeons in 1843 from Notes Taken by William White Cooper and Revised by Professor Owen. — Longman, Brown, Green and Longmans, London.

PANFILOV D.V. (1980): Novye predstaviteli setcharokrylykh (Neuroptera) iz yury Karatau [=New representatives of lacewings (Neuroptera) from the Jurassic of Karatau]. — In:

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

DOLIN V.G, PANFILOV D.V., PONOMARENKO A.G. & L.N. PRITYKINA, Iskopaemye nasekomye mezozoya [=Fossil insects of the Mesozoic]. — Akademiya Nauk Ukrainskoi SSR, Institut Zoologii, Naukova Dumka, Kiev: 82-111.

PENNY N.D. (1996): A remarkable new genus and species of Ithonidae from Honduras (Neuroptera). — Journal of the Kansas Entomological Society **69**: 81-86.

PICKER M.D. (1987): An unusual species of spoon-wing lacewing (Neuroptera: Nemopteridae) from South Africa, with notes on its biology. — Systematic Entomology **12**: 239-248.

PICTET A.-E. (1865): Synopsis des Névroptères d'Espagne. — H. Georg, Genèva and J.B. Baillière & F. Savy, Paris: 1-123.

PIERCE W.D. & R.A. KIRKBY (1959): Fossil insects from Montana. 1. A new fossil nemopterid (Neuroptera). — Bulletin of the Southern California Academy of Sciences **58**: 47-50.

PONOMARENKO A.G. (1977): Paleozoiskie predstaviteli vislokrylok (Insecta, Megaloptera) [=Paleozoic members of the Megaloptera (Insecta)]. — Paleontologicheskii Zhurnal, Moscow **1977** (1): 78-86.

PONOMARENKO A.G. (2000): New alderflies (Megaloptera: Parasialidae) and Glosselytrodeans (Glosselytrodea: Glosselytridae) from the Permian of Mongolia. — Paleontological Journal **34** (Suppl. 3): S309-S311.

RAMBUR P. (1842): Histoire Naturelle des Insectes, Névroptères. — Librairie encyclopédique de Roret. Fain et Thunot, Paris, [xviii] + 1-534.

RAUSCH H., ASPÖCK H. & U. ASPÖCK (1978): Beschreibung von *Helicoconis sengonca* n.sp., einer neuen Coniopterygiden-Spezies aus Anatolien, und Bemerkungen über *Helicoconis aptera* MESSNER, 1965 (Neuropteroidea, Planipennia). — Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen **30**: 25-28.

REDBORG K.E. & E.G. MACLEOD (1983): *Climaciella brunnea* (Neuroptera: Mantispidae): a mantispid that obligately boards spiders. — Journal of Natural History **17**: 63-73.

REN D. (1997): Studies on the late Mesozoic snake-flies of China (Raphidioptera: Baissopteridae, Mesoraphidiidae, Alloraphidiidae). — Tung Wu Fen Lei Hsueh Pao, Peichins **22**: 172-188.

REN D. & Z.G. GUO (1996): On the new fossil genera and species of Neuroptera (Insecta) from the Late Jurassic of northeast China. — Tung Wu Fen Lei Hsueh Pao, Peichins **21**: 461-480.

RÖSEL VON ROSENHOF A.J. (1755): Der monathlich=herausgegebenen Insecten=Belustigung Dritter Theil worinnen ausser verschiedenen, zu den in den beeden erster Theilen enthaltenen Classen, gehörigen Insecten, auch mancherley Arten von acht neuen Classen nach ihrem Ursprung, Verwandlung und andern wunderbaren Eigenschafften, aus eigener Erfahrung beschrieben, und in sauber illuminirten Kupfern, nach dem Leben abgebildet vorgestellet werden. — J.J. Fleischmann, Nürnberg: 1-624.

SCHLÜTER T. (1978): Zur Systematik und Palökologie harzkonservierter Arthropoda einer Taphozönose aus dem Cenomanium von NW-Frankreich. — Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen (A) **9**: 1-150.

SCHNEIDER W.G. (1843): Monographia generis Rhaphidiae Linnaei. — Grassii, Barthii et Socii, Vratislaviae: 1-96.

SCHNEIDER W.G. (1851): Symbolae ad monographiam generis Chrysopae, LEACH. — Apud Ferdinandum Hirt, Vratislaviae: 1-178.

SCHREMMER F. (1983): Beitrag zur Entwicklungsgeschichte und zum Kokonbau von *Mantispa styriaca*. — Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen **35**: 21-26.

STATZ G. (1936): Ueber neue Funde von Neuropteren, Panorpaten und Trichopteren aus den Tertiären Schiefern von Rott on Siebengebirge. — Decheniana: Verhandlungen des Naturhistorischen Vereins des Rheinlandes und Westfalens **93**: 208-255.

SZIRÁKI G. & L. GREVE (1996): Some Coniopterygidae (Neuroptera) from a mountain rainforest of Tanzania. — Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae **42**: 81-88.

TAUBER C.A. & M.J. TAUBER (1968): *Lomamyia latipennis* (Neuroptera, Berothidae) life history and larval descriptions. — Canadian Entomologist **100**: 623-629.

TAUBER C.A. & M.J. TAUBER (1982): Sympatric speciation in Chrysopa: further discussion. — Annals of the Entomological Society of America **75**: 1-2.

TAUBER C.A. & M.J. TAUBER (1989): Sympatric speciation in insects: perception and perspective. — In: OTTE D. & J.A. ENDLER (Eds), Speciation and its consequences. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts: 307-344.

THEISCHINGER G. (1999): Inventory of Australian Megaloptera larvae and resulting implications for the classification of the group (Insecta: Neuropterida). — Stapfia **60**: 85-100.

THENIUS E. (2000): Lebende Fossilien. Oldtimer der Pflanzen- und Tierwelt. Zeugen der Vorzeit. — Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München: 1-228.

TJEDER B. (1959): Neuroptera-Planipennia. The Lace-wings of Southern Africa. 2. Family Berothidae. — In: HANSTRÖM B., BRINCK P. & G. RUDEBEC (Eds), South African Animal Life, Vol. **6**, Almqvist Wiksel, Stockholm: 256-314.

TJEDER B. (1961): Neuroptera-Planipennia. The Lace-wings of Southern Africa. 4. Family Hemerobiidae. — In HANSTRÖM B., BRINCK P. & G. RUDEBEC (Eds), South African Animal Life, Vol. **8**, Almqvist Wiksel, Stockholm: 296-408.

TJEDER B. (1966): Neuroptera-Planipennia. The Lace-wings of Southern Africa. 5. Family Chrysopidae. — In HANSTRÖM B., P. BRINCK & G. RUDEBEC (Eds), South African Animal Life, Vol. **12**, Almqvist Wiksel, Stockholm: 228-534.

TJEDER B. (1967): Neuroptera-Planipennia. The Lace-wings of Southern Africa. 6. Family Nemopteridae. — In: HANSTRÖM B., BRINCK P. & G. RUDEBEC (Eds), South African Animal Life, Vol. **13**, Almqvist Wiksel, Stockholm: 290-501.

WACHMANN E. & C. SAURE (1997): Netzflügler, Schlamm- und Kamelhalsfliegen: Beobachtung – Lebensweise. — Naturbuch Verlag, Augsburg: 1-159.

WÄGELE J.W. (2000): Grundlagen der Phylogenetischen Systematik. — Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München: 1-315.

WALKER F. (1853): List of the specimens of neuropterous insects in the collection of the British Museum. Part II.-(Sialides-Nemopterides). — British Museum, London, [iii] + 193-476.

WEELE H. W. van der (1908): Ascalaphiden. Collections Zoologiques du Baron Edm. de Selys Longchamps. — Catalogue Systématique et Descriptif **8**: 1-326.

WEITSCHAT W. & W. WICHARD (2000): Szenen aus dem Bernsteinwald. — Spektrum der Wissenschaft **8**: 53-61.

WEITSCHAT W. & W. WICHARD (2002): Atlas of Plants and Animals in Baltic amber. — Verlag Friedrich Pfeil, München: 1-256.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

WELLS M.M. & C.S. HENRY (1994): Behavioral responses of hybrid lacewings (Neuroptera: Chrysopidae) to courtship songs. — Journal of Insect Behavior **7**: 649-662.

WHALLEY P.E.S. (1980): Neuroptera (Insecta) in amber from the Lower Cretaceous of Lebanon. — Bulletin of the British Museum of Natural History, Geology **33**: 157-164.

WHALLEY P.E.S. (1983): *Fera venatrix* gen. and sp.n. (Mantispidae) from amber in Britain. — Neuroptera International **2**: 229-233.

WHALLEY P.E.S. (1985): The systematics and palaeogeography of the Lower Jurassic insects of Dorset, England. — Bulletin of the British Museum of Natural History, Geology **39**: 107-189.

WHITING M.F., CARPENTER J.C., Q.D. WHEELER & W.C. WHEELER (1997): The Strepsiptera problem: Phylogeny of the holometabolous insect orders inferred from 18S and 28S ribosomal DNA sequences and morphology. — Systematic Biology **46** (1): 1-68.

WICHARD W. (1997): Schlammfliegen aus Baltischem Bernstein (Megaloptera, Sialidae). — Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg **80**: 197-211.

WICHARD W., ARENS W. & G. EISENBEIS (2002): Biological atlas of aquatic insects. — Apollo Books, Stenstrup: 1-339.

WICHARD W. & M.S. ENGEL (2006): A New Alderfly in Baltic Amber (Megaloptera: Sialidae). — American Museum Novitates, no. 3513: 1-9.

WICKLER W. (2006): Denk-Übungen in Sachen Mimikry. — Biologie in unserer Zeit **36** (4): 216-223.

WILLMANN R. (1994): Raphidiodea aus dem Lias und die Phylogenie der Kamelhalsfliegen (Insecta: Holometabola). — Paläontologische Zeitschrift **68**: 167-197.

WITHYCOMBE C.L. (1925): Some aspects of the biology and morphology of the Neuroptera. With special reference to the immature stages and their possible phylogenetic significance. — Transactions of the [Royal] Entomological Society of London **72**: 303-411.

WUNDT H. (1961): Der Kopf der Larve von *Osmylus chrysops* L. (Neuroptera, Planipennia). — Zoologische Jahrbücher (Abteilung für Anatomie und Ontogenie) **79**: 557-662.

ZIMMERMANN D. (2005): Alle gleich und doch verschieden … Der *Chrysoperla carnea*-Komplex (Neuropterida: Neuroptera: Chrysopidae) – Zusammmenfassung der Ergebnisse von 20 Jahren Forschung. — Linzer biologische Beiträge **37** (1): 145-152.

ZWICK P. (1967): Beschreibung der aquatischen Larve von *Neurorthus fallax* (RAMBUR) und Errichtung der neuen Planipennierfamilie Neurorthidae fam. nov. — Gewässer und Abwässer **44/45**: 65-86.

Anschrift der Verfasser:

Univ.-Prof. Dr. Ulrike ASPÖCK
Naturhistorisches Museum Wien
Burgring 7
1010 Wien
Austria
E-Mail: ulrike.aspoeck@nhm-wien.ac.at

Univ.-Prof. Dr. Horst ASPÖCK
Medizinische Universität Wien
Klinisches Institut für Hygiene und
Medizinische Mikrobiologie
Abteilung für Medizinische Parasitologie
Kinderspitalgasse 15
1095 Wien
Austria
E-Mail: horst.aspoeck@meduniwien.ac.at